



Université du Québec
à Rimouski

**EFFETS DE LA DISTANCE D'APPROCHE ET DU
COMPORTEMENT DES BATELIERS SUR LA
RECHERCHE DE NOURRITURE CHEZ LE RORQUAL
BLEU *BALAENOPTERA MUSCULUS***

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès science

PAR

© ABDELGHANI OMRANE

Janvier 2016

Composition du jury :

Gesche Winkler, présidente du jury, UQAR/ISMER

Véronique Lesage, directrice de recherche, MPO/IML

Jean-Claude Brêthes, codirecteur de recherche, UQAR/ISMER

Lyne Morissette, examinatrice externe, M-Expertise Marine

Dépôt initial le 13 Janvier 2014

Dépôt final le 8 Janvier 2016

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

...À mon Père,

À ma petite famille...

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier dans un premier temps, le personnel du service de l'admission de l'Université du Québec à Rimouski qui m'a permis de poursuivre mes études graduées en Océanographie à l'ISMER.

Je remercie toute l'équipe pédagogique de l'ISMER et professeurs responsables des cours de l'Océanographie générale, expérimentale et des cours optionnels, pour avoir assuré le bon déroulement des cours lors des deux premières sessions.

Je remercie tout particulièrement et je tiens à témoigner toute ma reconnaissance aux personnes suivantes, pour l'expérience enrichissante et pleine d'intérêt qu'elles m'ont fait vivre durant ces trois années :

Madame Véronique Lesage, ma directrice de recherche à l'Institut Maurice-Lamontagne, pour l'accueil et la confiance qu'elle m'a accordées dès le départ. Sa disponibilité, ses commentaires et ses suggestions ainsi que le temps qu'elle m'a consacré tout au long de la correction de ce mémoire, sans oublier son support financier lors de la réalisation des travaux de terrain.

Monsieur Jean-Claude Brêthes, mon codirecteur de recherche à l'ISMER, quant à ses précieux conseils, ses commentaires et ses encouragements qui m'ont été d'une grande aide.

Mer remerciements s'adressent aussi à monsieur Thomas Doniol-Valcroze, pour son précieux support et conseils lors de l'étape de l'analyse des données. Messieurs Jean-François Gosselin et Yves Morin pour m'avoir initié aux pratiques de recherche et d'observation des mammifères marins lors des nombreuses sorties en mer à bord du *Cetus*. Monsieur Arnaud Mosnier pour son support lors de mon utilisation GIS. Monsieur James

Bernier et madame Catherine Bajzak pour leur participation si précieuse lors des travaux de terrain.

Je tiens également à remercier madame Gesche Winkler et madame Lyne Morissette d'avoir accepté d'évaluer mon mémoire de maîtrise.

RÉSUMÉ

La population de rorquals bleus de l'Atlantique Nord compterait entre 600 et 1500 individus. Une partie de cette population fréquente chaque année l'estuaire du Saint-Laurent (ESL) pour s'alimenter d'euphausiacés ou krill. La présence récurrente de rorquals bleus dans l'ESL est exploitée par les opérateurs d'activités d'observation en mer (AOM), qui opèrent au sein et à proximité du parc marin Saguenay-Saint-Laurent. Des mesures décrivant les déplacements des bateliers et le comportement de surface des rorquals bleus ont été effectuées de juillet à septembre 2006-2010 afin d'estimer leur effet sur celui-ci. Cinq paramètres comportementaux ont été étudiés, soit le temps de surface, le temps de plongée, la fréquence, l'intervalle et le nombre de ventilations. Chacun de ces paramètres a été comparé en présence et en absence de bateaux à < 2000 m. Des embarcations ont été détectées à moins 2000 m des rorquals bleus dans 70% des cas. L'exposition des rorquals bleus aux AOM était variable selon les individus, et se situait le jour en moyenne à 59 ± 31 % du temps d'observation (étendu des données : 5-100 %, N = 23 individus), s'échelonnant en moyenne sur 8 ± 9 séquences ventilations consécutives (étendue des données : 1-41 séquences de ventilations). La présence de bateau à moins de 2000 m des rorquals bleus affecte de manière significative le et négativement le temps passé en surface, le temps de plongé et le nombre de ventilations par intervalle de surface. Ce phénomène s'accroît progressivement avec la proximité des embarcations, particulièrement lorsque les distances d'approche passent sous la barre des 1000 m. Lorsque les embarcations se situent à 400 m ou moins des rorquals bleus, on note des diminutions de l'ordre de 26% et 31% du temps passé en surface et du nombre de respiration par séquence de ventilation, ainsi qu'une diminution de 28% de la durée de la plongée suivant l'exposition.. Il apparaît que la distance séparant l'embarcation la plus près de l'animal au début de la séquence de ventilations influence de manière plus marquée ces paramètres que la distance séparant l'animal de l'embarcation la plus près à la fin de la séquence de ventilation. En d'autres mots, la décision d'écourter la séquence de ventilation est prise par l'animal dès sa première ventilation, en regard de la distance le séparant de l'embarcation la plus près. Ces résultats indiquent que la présence d'embarcation influence le patron de plongée des rorquals bleus sur des distances plus grandes que présumée au départ, et se manifestent même au-delà des distances d'approche maximales actuellement en vigueur dans le Parc Marin Saguenay-St-Laurent (400 m). Ces résultats suggèrent qu'une exposition répétée ou prolongée à des embarcations pourraient avoir une incidence sur les budgets d'activité et le succès alimentaire des rorquals bleus en limitant le temps passé à renouveler ses réserves d'oxygène et incidemment, le temps disponible pour s'alimenter en profondeur.

Mots clés : dérangement, rorqual bleu, Saint-Laurent, activités d'observation en mer.

ABSTRACT

In the North Atlantic, the blue whale population is estimated at 600 to 1500 individuals. Part of this population occurs seasonally in the St. Lawrence Estuary to feed on euphausiids, or krill. This annual event is exploited by tour boat operators such as the whale-watching industry (AOM), which operates within and near the Saguenay-St. Lawrence Marine Park. In order to assess the effect of whale-watching activities on the feeding ecology of blue whales, diving and surface parameters of blue whales along with data on the behaviour and distance of approach of the industry were examined between July and September of 2006 and 2010. Five behavioural parameters including surface time, dive time, blow rate, blow interval and number of blows were compared between two experimental states, i.e., absence vs presence of vessels at < 2000 m. Vessels were present within 2000 m from blue whales in 70% of the follows. Blue whales were exposed to a variable extent to AOM, being exposed on average 59% of the time (range 5-100%; N =23 individuals), over 8 ± 9 breathing sequences. A significant decrease in surface time, dive time and number of blow per surface interval were observed in response to the presence of vessels. This effect progressively increased with vessel proximity, and was particularly strong when the distance separating the vessel from the whale dropped below 1000 m. The most important changes in response variables occurred when vessels were within 400 m at the time a blue whale surfaced to initiate a breathing sequence, when surface time, number of blows and dive time were reduced by 26, 31 and 28% respectively. It appears that the distance separating the whale from the nearest vessel has a greater influence on these parameters than the distance separating the whale and vessel at the end of the breathing sequence. In other words, the decision to shorten the breathing sequence is taken by the animal right at the initiation of the breathing sequence according to the distance separating it from the closest vessel. These results indicate that the presence of vessels influence the diving pattern of blue whales at distances greater than anticipated, and beyond those established as maximum distances of approach within the Saguenay-St. Lawrence marine Park (400 m). These results suggest that repeated or prolonged exposure to vessels may affect activity budgets and foraging success of blue whales by limiting the time to replenish oxygen reserves at the surface and time spent at depth in foraging patch.

Keywords: Disturbance, Blue whale, St. Lawrence, Whale-watching

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	VIII
RÉSUMÉ	X
ABSTRACT	XIII
TABLE DES MATIÈRES	XVI
LISTE DES TABLEAUX	XIX
LISTE DES FIGURES	XXI
CHAPITRE 1.....	1
INTRODUCTION GENERALE.....	1
0.1 HISTOIRE :	1
0.2 DEVELOPPEMENT ET IMPACT SOCIO-ECONOMIQUE :	2
0.3 INTERACTIONS ENTRE BALEINES ET BATELIERS : REACTIONS ET IMPACT A COURT, MOYEN ET LONG TERME	4
0.4 CADRE D'ETUDE ET PROBLEMATIQUE :	8
0.5 OBJECTIFS DE L'ETUDE ET HYPOTHESE :	12
CHAPITRE 2.....	14
REPONSE DU RORQUAL BLEU AUX DISTANCES D'APPROCHE DES BATELIERS DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT, QUEBEC, CANADA	14
1.1 ABSTRACT	15
1.2 INTRODUCTION	17
1.3 MATERIALS AND METHODS	20
1.3.1 Study area and fieldwork protocol.....	20
1.3.1.1 Whale behaviour.....	21

1.3.1.2 <i>Whale-Industry interactions</i>	22
1.3.1.3 <i>Vessel Traffic</i>	23
1.3.2 <i>Data processing</i>	23
1.3.3 <i>Statistical analysis</i>	25
1.4 RESULTS	28
1.4.1 <i>Research effort</i>	28
1.4.2 <i>Blue whale responses to the presence of vessels</i>	28
1.4.3 <i>Tortuosity of whale movement</i>	30
1.4.4 <i>Blue whale responses to distance of approach</i>	32
1.5 DISCUSSION	36
CHAPITRE 3	41
CONCLUSION GENERALE	41
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	45

LISTE DES TABLEAUX

Table 1: Means values (SD) of blue whale response variables during the two experimental phases, with the Welch t-test significance based on the proportion (Prop S) of the 10,000 iterations that came out as significant ($p < 0.05$) versus non-significant (NS).....	29
Table 2: Effects of the presence of vessels on various behavioural parameters of blue whales, as determined from GLMMs using focal follows as mixed effect. Variables presented include coefficient estimates (β), standard error SE (β), t value and significance level (P) as assessed from t test using Satterthwaite approximation to degree of freedom	30
Table 3: Mean (SD) and maximum number of vessels by category of distance of approach at the beginning and end of breathing sequences	32
Table 4: Mean (SD) values for various blue whale surface and dive parameters as a function of the distance of approach of the closest vessel at the beginning and end of the breathing sequences	34

LISTE DES FIGURES

Figure 1: Aires de répartition connue (zones sombres) et probable (zones claires) du rorqual bleu <i>Balaenoptera musculus</i> au niveau des côtes Est et Ouest de l'Amérique du Nord (modifié de Sears et Calambokidis, 2002).....	10
Figure 2 : Le parc marin du Saguenay-Saint-Laurent et la future zone de protection marine. Source : http://www.qc.dfo-mpo.gc.ca/gestion-management/images/CarteEstuaire-fra.gif	12
Figure 3: Study area	20
Figure 4: Illustration of how index of linearity was calculated (Jahoda et al., 2003).....	25
Figure 5: Frequency and density distribution of surface time	31
Figure 6: Frequency and density distribution of the index of linearity (IOL) of blue whale movements during observation time (N = 25 individuals).....	31

CHAPITRE 1

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'Homme a toujours eu un impact considérable sur son environnement. La déforestation, la surpêche, et le surpâturage sont parmi quelques exemples des conséquences visibles de la surconsommation et/ou la mauvaise gestion humaine des ressources naturelles observées dans le monde (Halpern et al., 2008).

En milieu marin, l'influence de l'Homme est omniprésente dans toutes les régions océaniques du monde. Par conséquent, les animaux marins sont de plus en plus contraints de composer avec l'activité humaine dans leur propre environnement (Halpern et al., 2008). D'un point de vue local, il s'agit souvent des impacts négatifs qui émanent de l'interaction de l'Homme avec l'animal, qu'elle soit délibérée (ex. : chasse, activités d'observation en mer) ou fortuite (ex. : collision, prise accidentelle ou empêchement dans les engins de pêche, développement côtier et extracôtier, pollution chimique). Ainsi, plusieurs études ont révélé que l'effet des interactions répétées entre l'Homme et l'animal s'est avéré délétère pour de nombreuses populations exposées (Bugoni et al., 2001, Bejder, Samuels, Whitehead, Gales, et al., 2006, Wilson et al., 2006).

0.1 Histoire :

L'origine de l'observation des cétacés n'est pas connue, mais il est probable qu'elle a démarré par des observations d'espèces côtières ou d'individus retrouvés morts. Au 19^e siècle, les baleiniers prenaient des notes détaillées sur les animaux qu'ils chassaient ainsi que sur leur présence saisonnière, contribuant ainsi aux premières études sur les cétacés (e.g. Scammon, 1874 *dans* Corbelli (2006)).

Mondialement, c'est en 1955 que la première opération commerciale d'observation des baleines a débuté. Les clients devaient payer 1 \$ américain pour voir les baleines grises

lors de leur migration d'hiver au large des côtes de San Diego, États-Unis. Pendant les années 1960, l'observation des baleines s'étendait de la côte californienne et de l'Oregon, à l'état de Washington. Au début des années, 70 la Société Zoologique de Montréal a organisé le premier voyage commercial sur la côte Est de l'Amérique du Nord dans le fleuve Saint-Laurent (Québec) Canada. La mise en place de tours opérateurs a réellement commencé en 1975 en Amérique du Nord, en Nouvelle-Angleterre dans l'est et à Hawaï dans l'ouest, et visait l'observation de la baleine à bosse. En Nouvelle-Angleterre, les opérateurs ont établi leur propre marque commerciale pour l'observation des baleines avec une forte composante scientifique et pédagogique. En une décennie, l'activité d'observation des baleines s'est développée beaucoup plus qu'ailleurs aux États-Unis, en raison de la proximité de l'importante aire d'alimentation de Stellwagen Bank située à 11 km au nord de la pointe de Cape Cod, et à proximité des grands centres de population de la côte Est américaine (Hoyt et Hvenegaard, 2002).

0.2 Développement et impact socio-économique :

L'observation des baleines est généralement considérée comme une activité non destructrice. Mais nous savons maintenant que la présence de l'Homme, même non destructrice, comme des visites aux parcs nationaux (Parc Canada, 2000), peut donner lieu à une dégradation sensible de l'habitat de la faune et de l'intégrité des écosystèmes. L'intérêt que montre le public envers l'observation des baleines n'a cessé d'augmenter depuis deux décennies (Parc marin du Saguenay-Saint-Laurent, 2010).

En 2008, 13 millions de personnes ont observé des baleines dans 119 pays, comparativement à 9 millions d'observateurs dans 87 pays en 1998. Au cours des 10 dernières années, l'industrie de l'observation des baleines a affiché, à l'échelle mondiale, un taux de croissance moyen de 3,7 % enregistrant, cependant, certaines variations. Par exemple, elle a augmenté de 13 % en Asie, en Amérique centrale et dans les Caraïbes, de 10 % en Amérique du Sud, en Océanie et dans les îles du Pacifique, et de 7 % en Europe. Bien que l'Amérique du Nord en accueillant près de 50 % de tous les observateurs dans le

monde reste la destination d'observation des baleines la plus importante, le secteur y a connu une baisse de 1,5 % par année (O'Connor et al., 2009).

Au Québec, l'observation des baleines occupe une place importante parmi les activités récréotouristiques. Au niveau du parc marin du Saguenay-Saint-Laurent (PMSSL), lieu de prédilection pour ce genre d'activité, on estime que les bateaux d'excursion en mer représentaient 25,4 % de tous les transits effectués dans le parc marin en 2007, et que leur temps de résidence (durée du mouvement d'un bateau en activité de navigation ou à l'ancrage) représentait 36,5 % de toutes les composantes du trafic maritime excluant les kayaks. Pour la même année de 2007, le nombre de passages de ces bateaux à l'embouchure du Saguenay a été estimé à 21 348 (Chion et al., 2009)

L'impact économique attribuable aux touristes, dont plusieurs font une excursion en mer durant leur séjour, est considérable au Québec. En 2005, on estimait à 204 M\$ les dépenses des visiteurs de l'extérieur de la région qui sont attribuables à leur visite des circuits terrestre et maritime du PMSSL. La contribution de ces dépenses au produit intérieur brut (PIB) du Québec est estimée à 92,8 M\$. Ces dépenses auraient aussi contribué au maintien ou à la création de plus de 2 300 emplois équivalents temps plein (Parc marin du Saguenay-Saint-Laurent, 2010).

L'observation des baleines peut être une expérience éducative enrichissante pour le public (Lien, 2001). Elle lui permet de se familiariser avec les problèmes qui concernent les espèces menacées et les espèces en danger de disparition, de prendre conscience du milieu marin et des animaux qui y vivent, ainsi que d'apprendre des choses sur les baleines elles-mêmes (International Fund for Animal Welfare, 1997). Certains disent qu'ils apprennent à mieux connaître le comportement et la biologie des baleines, tandis que d'autres considèrent l'observation des baleines comme une expérience extraordinaire. Dans le cadre d'une étude, 75 % des observateurs de baleines ont déclaré que l'observation des baleines était l'une des expériences les plus fantastiques d'observation de la faune qu'ils avaient eue (Bierman, 2001). Un pourcentage encore plus élevé (86 %) a indiqué que l'observation de baleines dans leur milieu naturel les avait amenés à s'engager davantage envers la cause de

leur conservation (Tilt, 1987). Les baleines sont devenues un symbole du patrimoine des collectivités dans de nombreuses régions et de leur lien à la nature (Lien, 2001).

0.3 Interactions entre baleines et bateliers : réactions et impact à court, moyen et long terme

L'observation des baleines (i.e. *whale-watching*) est une forme d'activité écotouristique qui a pour but d'observer les baleines dans leur milieu naturel (International Whaling Commission, 1994b). Elle englobe à la fois des activités récréatives ou commerciales qui comporte parfois une composante scientifique. L'observation des baleines peut avoir lieu à partir de différentes plateformes, comme les bateaux motorisés, bateaux à voile ou à propulsion manuelle, avions, hélicoptères, ou être effectuée à partir des falaises et des plages. Selon Hoyt (2001), la forme la plus commune pour l'observation des baleines est l'observation à partir de bateaux (72 %).

Le comportement des bateliers dicte largement l'impact qu'il aura sur les individus observés. Leur présence, leur nombre ainsi que leur comportement de navigation (ex. vitesse, angle ou distance d'approche, encerclement, etc.) peut provoquer chez les cétacés des réactions potentiellement préjudiciables à leur survie ou à leur reproduction à long terme.

Partant de ce constat, l'expansion récente de l'observation des baleines et la croissante demande des touristes pour des interactions plus rapprochées ont mené à des effets négatifs cumulés sur les populations (Constantine, 1999, Bejder, Samuels, Whitehead, Gales, et al., 2006). Ces effets découlent de réactions qui sont nombreuses, variées, complexes et très peu prévisibles. Elles diffèrent d'une espèce à l'autre, d'un individu à l'autre et, parfois même, pour le même individu en fonction des circonstances (Richter et al., 2003, Travis, 2008). Parmi ces réactions, il y a l'évitement, dit horizontal, des animaux qui peut être observé sous la forme d'un arrêt d'activité courante pour en commencer une autre. Parmi les changements d'activité à effets négatifs les plus documentés, il y a la diminution ou la cessation du temps consacré à l'alimentation ou le repos comme observé entre autres chez le Grand Dauphin commun *Tursiops truncatus*

(Arcangeli et Crosti, 2009, Miller et al., 2009) ; le Grand Dauphin indopacifique *Tursiops aduncus* (Christiansen et al., 2010) ; l'épaulard *Orcinus orca* (Williams et al., 2006, Lusseau et al., 2009) et la baleine à bosse *Megaptera novaeangliae* (Stamaton et al., 2007). L'interruption des activités normales ne mènent pas immédiatement et systématiquement à la reprise des activités normales, tel que documenté chez l'épaulard (Williams et al. (2006) ou le rorqual commun (Jahoda et al. (2003).

L'évitement horizontal peut se manifester aussi par des changements soudains de patron de direction et de vitesse de nage des baleines. Ceci a été observé en réponse à des approches de bateau d'observation chez la baleine à bosse (Scheidat et al., 2004, Stamaton et al., 2010), l'épaulard (Williams et al., 2002, Williams et Ashe, 2007, Williams et al., 2009), le Grand Dauphin indopacifique (Stenslan et Berggren, 2007, Matsuda et al., 2011), le Grand Dauphin commun (Constantine, 1999, Mattson et al., 2005, Bejder, Samuels, Whitehead, et Gales, 2006) et les rorquals communs (Edds et al., 1987). Par exemple, les rorquals communs réagissent aux bateaux à une distance d'un kilomètre et changent leur patron de déplacement pour augmenter la distance vis-à-vis des bateaux. Alors que les bélugas réagissent aux bateaux d'observation des baleines en augmentant leur vitesse de nage (Blane et Reiner, 1994). L'évitement horizontal a pu être corrélé avec le nombre de bateaux présent à proximité des animaux. Par exemple, à Kaikoura, en Nouvelle-Zélande, Richter et al. (2003, 2006) ont pu observer que les cachalots (*Physeter macrocephalus*) réagissent aux bateaux en changeant leur cap de déplacement plus souvent. L'ampleur de ce changement de direction est généralement fonction du nombre de navires. De la même façon, Mattson et al. (2005) démontrent que des changements de comportement et de direction chez les Grands Dauphins en réaction à la présence de navires sont amplifiés par le nombre de navires.

La fuite par plongée précipitée ou changement des patrons de ventilation constitue aussi une stratégie d'évitement dite verticale qui a été fréquemment documenté en présence des bateaux. À Kaikoura, en Nouvelle-Zélande, les cachalots exposés à des bateaux ont tendance à entamer leur submersion sans montrer la queue (i.e. *Fluking*), à écourter leur

temps de plongées et à prolonger le temps entre la submersion et la première série de click, typique de l'alimentation (Richter et al., 2003). Mêmes constatations chez la baleine à bosse qui, lorsqu'elle est suivie par les bateaux d'observations, démontre une grande variance de ses temps de surface et du nombre de ses ventilations (Peterson, 2001). En outre, Lusseau (2003) a observé que l'activité de plongée des Grands Dauphins durant l'heure suivant la fin d'un dérangement différait de celle qui précédait le dérangement.

Le bruit sous-marin associé au trafic maritime est considéré comme une source de dérangement majeure pour les animaux, pouvant affecter leur utilisation de leur habitat à court et long termes, voire même leur causer des dommages physiques. La majorité de l'attention jusqu'à ce jour a été portée sur les expositions aiguës à court terme et à petite échelle. Mais plus récemment, il a été reconnu que le bruit chronique, même s'il est moins intense, a vraisemblablement un impact à long terme sur les populations de mammifères marins (National Research Council, 2003, Southall et al., 2007). Cette suggestion concerne toutes les gammes de fréquences (Haviland-Howell et al., 2007). Les effets potentiels du bruit sur les cétacés varient selon le cas. Ils dépendent de plusieurs facteurs, notamment de l'espèce, de l'âge, de l'état physique et du comportement de l'individu (Hildebrand, 2004, Dolman et al., 2006). Le phénomène dit de « masquage » (*masking* en anglais) constitue l'un des effets les plus importants (National Research Council, 2003). Quand la présence d'un bruit empêche un animal d'en percevoir un autre, on dit que ce bruit « masque » le son, ce qui peut se traduire par une perte partielle ou totale d'informations. L'effet peut être dû au bruit ayant soit une intensité plus élevée que le signal, soit une fréquence similaire, ou une combinaison des deux (Clark et al., 2009). Par conséquent, les animaux seraient incapables de communiquer ou de percevoir leur environnement, comportements essentiels à la reproduction ou au succès alimentaire ou lors des situations de danger. Une augmentation du volume de leurs vocalisations pourraient atténuer certains de ces effets, mais il est clair que cette compensation comporte un succès limité et mitigé dans plusieurs circonstances (Foote et al., 2004).

L'absence d'une réaction observable à l'exposition aux activités d'observation des baleines ne devrait pas être interprétée comme une absence d'effets sur les cétacés. Ailleurs, les chercheurs ont noté que, parfois, les animaux les plus vulnérables ne réagissent pas ou ne s'éloignent pas d'une perturbation, reflétant possiblement une absence à proximité d'habitat alternatif offrant une qualité similaire à celui occupé, ou des risques accrus de prédation à l'extérieur de l'habitat fréquenté (Gill et al., 2001, Beale et Monaghan, 2004) (Bejder et al., 2009).

Ce sont des facteurs qui pourraient amener les animaux à «tolérer» la perturbation, mais il faut toujours souligner que l'absence d'une réaction évidente ne signifie pas que les animaux ne sont pas stressés ou touchés. D'abord, parce qu'une réaction physiologique à une perturbation n'entraîne pas forcément un changement comportemental. Ensuite, un animal est moins susceptible de réagir s'il est en mauvaise santé. Enfin, les changements de comportement pourraient être trop subtils pour être détectés (Wright et al., 2007).

Contrairement aux effets à court terme, peu d'études ont été réalisées sur l'effet à long terme du whale-watching sur les cétacés. L'impact à long terme est généralement quantifié par l'enregistrement de modifications au niveau de la distribution et de l'utilisation de l'habitat. En effet, si un animal fait face à des dérangements répétés, et dès lors que les stratégies de changement d'activité à court terme deviennent inefficaces, celui-ci peut opter pour un évitement à long terme de l'habitat dégradé (Lusseau, 2004, Lusseau et Bejder, 2007). Par exemple, les Grands Dauphins réduisent la fréquentation de certains habitats pendant les périodes dites de haute saison là où les bateaux d'observation des cétacés sont plus présents (Samuels et al., 2004). Lusseau (2004) a observé que chez les populations de Grand Dauphin du Fiordland, en Nouvelle-Zélande, les interactions qui se produisent plus fréquemment provoquent un évitement à long terme des lieux. L'hypothèse est faite qu'au-dessus d'un seuil (68 min d'intervalle entre interactions consécutives), il serait trop coûteux énergétiquement d'user d'un déplacement à court terme. En pratique, ceci signifie que plus le trafic augmente, moins des dauphins passent de temps dans la zone, faisant du trafic le facteur le plus susceptible de changer les tendances de résidence. Ainsi,

pour cette région, du trafic maritime intense découle un impact d'ordre biologique, puisque les animaux sont forcés de changer l'utilisation de leur territoire principal sur le long terme. Les modélisations de populations suggèrent que, si ces tendances continuent, il y a une forte chance d'extinction dans les 50 années à venir (Lusseau et al., 2006). Néanmoins, ces conclusions seraient difficiles à extrapoler aux climats plus tempérés (Lusseau, 2004), les individus peuplant les hautes latitudes dépensant plus d'énergie qu'ailleurs.

Plus récemment, on a tenté de relier ces modifications aux paramètres biologiques. New et al. (2013) ont constaté que si l'augmentation du trafic maritime était le seul changement d'origine anthropique dans l'environnement des Grands Dauphins, leurs réactions face à cette perturbation seraient biologiquement non significatifs, laissant les taux démographiques et la dynamique des populations inchangée. Chez les marsouins, l'effet prolongé des levés sismiques a eu un impact sur leur activité d'écholocation, sans pour autant les mener à se déplacer vers d'autres habitats à risque élevé ou sous-optimal (Thompson et al., 2013).

0.4 Cadre d'étude et problématique :

L'estuaire du Saint-Laurent (Québec, Canada), représente une zone d'alimentation d'une grande importance pour certaines populations de rorqual de l'Atlantique Nord, vraisemblablement en lien avec la présence de fortes concentrations d'espèces fourrage telles que le krill (*Thysannoessa rachii* et *Meganocyttiphanes norvegica*) et le capelan (*Mallotus villosus*) (Simard et Lavoie, 1999, Simard Y. et al., 2002). Chaque année et durant la saison estivale, plusieurs espèces de cétacés, dont les grands rorquals migrent vers l'estuaire pour s'y alimenter et emmagasiner des réserves énergétiques en vue de la saison de reproduction (Lesage et al., 2007).

Une douzaine d'espèces de mammifères marins se retrouvent de façon régulière ou occasionnelle dans l'estuaire, la majorité sur une base saisonnière. Près de la moitié sont des espèces à statut précaire selon le Comité sur la situation des espèces en péril au Canada

(COSEPAC), et certaines sont protégées ou en voie de l'être en vertu de la Loi sur les espèces en péril (LEP). C'est le cas, notamment, du rorqual bleu *Balaenoptera musculus*.

Le rorqual bleu *Balaenoptera musculus* est le plus gros animal à n'avoir jamais existé sur la planète. N'étant plus chassé depuis 1955, l'effectif mondial est évalué entre 5000 et 12 000 individus (Sears et Calambokidis, 2002). Dans l'Atlantique Nord, où l'on suspecte l'existence de plus d'une population (Figure 1), le nombre de rorquals bleus est estimé entre 600 et 1500 individus, dont quelques centaines à peine fréquenteraient les eaux côtières et pélagiques Canadiennes principalement en période estivale pour s'alimenter exclusivement d'euphausiacés, communément appelée krill. Leur consommation individuelle de cet euphausiacé oscillerait entre 1 800 à 3 600 kg par jour (Yochem et Leatherwood., 1985). Ainsi, pour combler leurs très importants besoins énergétiques, les rorquals bleus doivent se nourrir exclusivement dans les zones de forte concentration de krill (Croll et al., 2005). Leurs réserves lipidiques accumulées durant les mois d'alimentation serviraient à effectuer la migration hivernale et à soutenir la reproduction. Le succès de processus biologiques tels que la fertilité, la gestation, la lactation, le développement, la croissance, la maturité sexuelle et le recrutement dépendent de l'efficacité des rorquals bleus à stocker des réserves énergétiques (Lockyer, 1984).

Le faible nombre de nouveau-nés observés au cours des 30 dernières années, combiné à la faible taille estimée de la population et au déclin suivant l'arrêt de la chasse, a mené à la désignation du rorqual bleu du nord-ouest Atlantique comme population en voie de disparition au Canada (COSEPAC., 2002). La situation précaire de la population est attribuée à plusieurs facteurs tels que la pollution sonore et chimique, l'empêchement dans les engins de pêche, les collisions avec les navires et le dérangement par les activités d'observation en mer (AOM) (Beauchamp et al., 2009).



Figure 1: Aires de répartition connue (zones sombres) et probable (zones claires) du rorqual bleu *Balaenoptera musculus* au niveau des côtes Est et Ouest de l'Amérique du Nord (modifié de Sears et Calambokidis, 2002)

Depuis 1983, l'industrie des activités d'observation en mer s'est établie dans l'estuaire du St-Laurent dans les limites du Parc marin du Saguenay-Saint-Laurent (Michaud et Gilbert, 1993). Cette industrie est devenue florissante et la flotte des bateaux d'excursions s'est accrue pour faire face à un nombre de visiteurs de plus en plus important (Parcs Canada, données non publiées dans Michaud et Giard (1998)).

Ces dernières années, l'industrie a atteint son apogée avec près de 50 croisiéristes dédiés à l'observation des baleines transportant chaque année plus de 400 000 touristes sur l'estuaire (Chion, 2011). Cette industrie est légalement encadrée dans le Parc marin, mais ne l'est pas dans la future zone de protection marine (ZPM) qui le ceinture. Cette dernière, d'une superficie approximative de 6000 km², correspond à l'aire de répartition estivale du béluga, à la grande majorité des sites fréquentés par la population de phoque commun de

l'estuaire, et à d'importantes aires d'alimentation du rorqual bleu (Doniol-Valcroze et al., 2012). La zone retenue coïncide avec celle où les pressions sur les mammifères marins sont les plus fortes dans le Saint-Laurent (Figure 2).

Malgré l'absence d'études impliquant directement le rorqual bleu, des perturbations à court terme par les AOM ou le trafic maritime ont été mises en évidence chez des espèces du Saint-Laurent, telles que le béluga et le rorqual commun (Michaud et Giard, 1998, Lesage et al., 1999). Chez ce dernier, une réduction de la durée moyenne des plongées en présence d'AOM a été notée. Les effets des AOM sur le rorqual bleu, un proche parent du rorqual commun qui adopte des stratégies alimentaires similaires à ce dernier (Acevedo-Guitierrez et al., 2002), demeurent inexplorés.

Les rorquals bleus convergent vers l'estuaire du St-Laurent pour s'alimenter durant toute la saison estivale, saison à laquelle les activités d'AOM enregistrent leur maximum de fréquentation. Devenant répétitives et soutenues, à long terme, ces perturbations pourraient réduire le succès alimentaire des rorquals bleus et les forcer à se diriger vers des régions de qualité sous-optimale. Ils deviennent alors potentiellement incapables de combler leurs besoins ce qui réduit leur capacité à emmagasiner les réserves énergétiques nécessaires au succès reproducteur (Lockyer, 1986), et à leur survie durant les périodes où les possibilités d'alimentation sont restreintes.

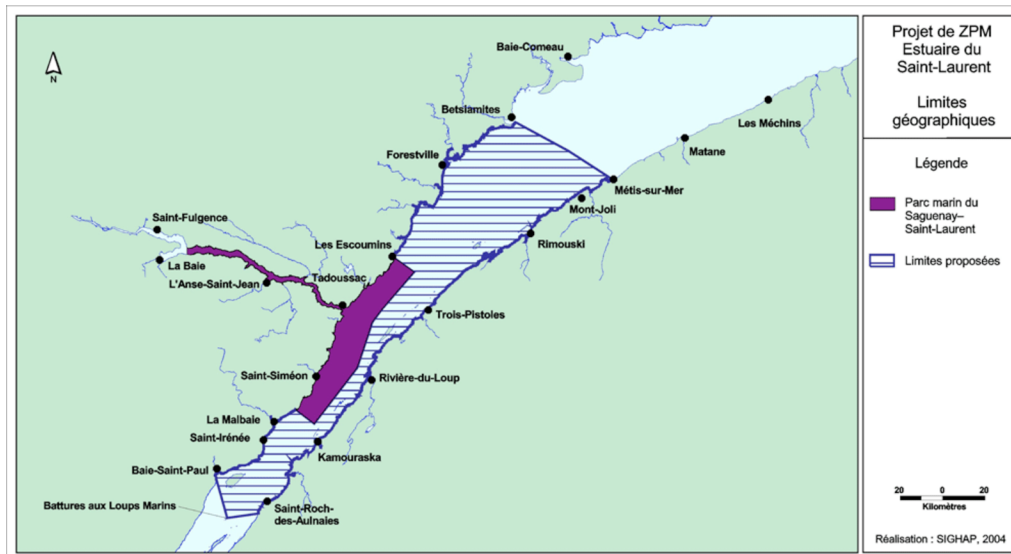


Figure 2 : Le parc marin du Saguenay-Saint-Laurent et la future zone de protection marine.
Source : <http://www.qc.dfo-mpo.gc.ca/gestion-management/images/CarteEstuaire-fra.gif>

0.5 Objectifs de l'étude et hypothèse :

La présente étude, qui s'inscrit dans le cadre du programme de rétablissement de la population du rorqual bleu de l'Atlantique Nord (Beauchamp et al., 2009) a pour objectif principal de quantifier l'impact des AOM dans l'estuaire du Saint-Laurent sur l'alimentation des rorquals bleus. Les résultats de cette étude permettront d'éclairer les décisions des autorités du parc marin et de la future zone de protection marine quant aux mesures à mettre en place afin de minimiser les effets des AOM sur la quête alimentaire des rorquals bleus.

L'atteinte de cet objectif repose sur l'analyse de données de surface afin de quantifier l'impact de la présence et des distances d'approches des AOM sur certains paramètres du comportement de plongée du rorqual bleu (ex. : temps de surface, temps de plongée, fréquence des souffles, intervalle entre les souffles et nombre de souffles).

L'hypothèse proposée est que certains comportements de l'industrie d'AOM, notamment la vitesse, l'angle et la distance d'approche, peuvent entraîner une réduction du succès alimentaire des rorquals bleus.

CHAPITRE 2

RÉPONSE DU RORQUAL BLEU AUX DISTANCES D'APPROCHE DES BATELIERS DANS L'ESTUAIRE DU SAINT-LAURENT, QUÉBEC, CANADA

Blue whale responses to vessels distance of approach in the St. Lawrence Estuary, Quebec, Canada

A. Omrane^{1,2}, V. Lesage², T. Doniol-Valcroze², J-C. Brêthes¹

*¹Institut des sciences de la mer de Rimouski, Université du Québec à Rimouski, Québec
G5L 3A1, Canada*

*²Institut Maurice-Lamontagne, Pêches et Océans Canada, Mont-Joli, Québec G5H 3Z4,
Canada*

J'ai rédigé l'article intitulé "Blue whale responses to vessels distance of approach in the St. Lawrence Estuary, Quebec, Canada" sous la supervision des Drs Véronique Lesage et Jean-Claude Brêthes.

En tant que premier auteur, ma contribution à ce travail a consisté à effectuer une campagne de terrain entre les mois de juillet et de septembre 2010 afin de compléter celle effectuée en 2006, à traiter les données issues des deux campagnes de terrain, et à rédiger l'article. Dre Véronique Lesage, seconde auteure, est à l'origine de l'idée du projet de recherche, a financé et contribué au design de l'étude, et a supervisé les deux campagnes de terrain. Elle a contribué à la correction et à la révision de l'article. Les Drs Lesage et Doniol-Valcroze m'ont fourni un support lors de l'analyse des données. Dr Jean-Claude Brêthes a contribué à la correction et à la révision de l'article.

1.1 Abstract

In the North Atlantic, the blue whale population is estimated at 600 to 1500 individuals. Part of this population occurs seasonally in the St. Lawrence Estuary to feed on euphausiids, or krill. This annual event is exploited by tour boat operators such as the whale-watching industry (AOM), which operates within and near the Saguenay-St. Lawrence Marine Park. In order to assess the effect of whale-watching activities on the feeding ecology of blue whales, diving and surface parameters of blue whales along with data on the behaviour and distance of approach of the industry were examined between July and September of 2006 and 2010. Five behavioural parameters including surface time, dive time, blow rate, blow interval and number of blows were compared between two experimental states, i.e., absence vs presence of vessels at < 2000 m. Vessels were present within 2000 m from blue whales in 70% of the follows. Blue whales were exposed to a variable extent to AOM, being exposed on average 59% of the time (range 5-100%; N =23 individuals), over 8 ± 9 breathing sequences. A significant decrease in surface time, dive time and number of blow per surface interval were observed in response to the presence of vessels. This effect progressively increased with vessel proximity, and was particularly strong when the distance separating the vessel from the whale dropped below 1000 m. The most important changes in response variables occurred when vessels were within 400 m at the time a blue whale surfaced to initiate a breathing sequence, when surface time, number of blows and dive time were reduced by 26, 31 and 28% respectively. It appears that the distance separating the whale from the nearest vessel has a greater influence on these parameters than the distance separating the whale and vessel at the end of the breathing sequence. In other words, the decision to shorter the breathing sequence is taken by the animal right at the initiation of the breathing sequence according to the distance separating it from the closest vessel. These results indicate that the presence of vessels influence the diving pattern of blue whales at distances greater than anticipated, and beyond those established as maximum distances of approach within the Saguenay-St. Lawrence marine Park (400 m). These results suggest that repeated or prolonged exposure to vessels may

affect activity budgets and foraging success of blue whales by limiting the time to replenish oxygen reserves at the surface and time spent at depth in foraging patch.

Keywords: Disturbance, Blue whale, St. Lawrence, Whale-watching

1.2 Introduction

Cetaceans are exposed to a variety of human activities; some are more intrusive than others. Marine traffic through the noise it generates, its potential for disturbing normal activities and collision risks, is of particular concern for marine mammals (Weilgart, 2007, Nowacek et al., 2007, Pirotta et al., 2015). Motorized vessels contribute to underwater noise, which may reduce the ability of whales to detect their prey, communicate, and navigate. Most attention to date has been focused on effects of acute, short-term exposures at small scales. But more recently it has been recognized that chronic exposure to noise of lower amplitude may also be of significance for marine mammals (National Research Council, 2003, Southall et al., 2007, Clark et al., 2009). Loss of acoustic or communication space is of particular concern (Jensen et al., 2008), as it may reduce social cohesion, reproductive success in finding mates, predator detection or foraging success (Wright et al., 2007).

In the early 1990s, the International Whaling Commission (IWC) adopted a resolution that declared its desire “to encourage the further development of whale-watching as a sustainable use of cetacean resources” (International Whaling Commission, 1994a). However, recent studies have raised concerns about the consequences of whale-watching on marine mammals (Lusseau et Bejder, 2007, Pirotta et al., 2015, Christiansen et al., 2015).

Whale-watching activities can affect marine mammals through the physical presence of the vessels and the noise they generate (Pirotta et al., 2015). According to Nowacek et al. (2007), response to noise falls into three categories. Behavioural: ranging from changes in surfacing, diving, and heading patterns to abandonment/disruption of an activity; acoustic: changes in type or timing of vocalization, masking of calls or natural sounds; and physiological: increased stress level, change in heart rate, temporary or permanent threshold shifts (i.e. hearing impairments).

Studies documenting interactions between whale-watch vessels and several species of marine mammals (Richardson et al., 1995, National Research Council, 2003, 2005) evoked

a variety of these behavioural, acoustic and physiological responses (Southall et al., 2007). These changes can be temporary or last over longer term, the latter of which may lead to reduced fitness, via physiological stress or reduced reproductive output. Reactions vary between studies, species, and populations, and depend on the context and history of exposure (Southall et al., 2007, Ellison et al., 2012).

Some portions of the Estuary and Gulf of St. Lawrence are known to be important seasonal feeding areas for rorquals at least during the ice-free period (Lesage et al., 2007, Ramp et Sears, 2012). While movements in and out of the St. Lawrence system are not fully understood, the presence of blue whales in the St. Lawrence Estuary (and of other large cetaceans) mainly peak in July through September (Edds et Macfarlane, 1987, Comtois et al., 2010). As a result of this high density of cetaceans, a whale-watching industry has developed within and near the Saguenay-St. Lawrence marine park. In 2003 this industry, which was constituted of about 50 vessels offering several departures a day, brought 400,000 visitors to the estuary, generating more than \$ 55M in revenue, annually. Blue whales, which appear to show some form of site fidelity (Ramp et al., 2006), are among the species targeted by the industry.

The Northwest Atlantic blue whales *Balaenoptera musculus* is considered Endangered by the Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada (COSEWIC) (Sears et Calambokidis, 2002), and is currently protected under the Species at Risk Act (SARA) in Canada and the Endangered Species Act in the US. It migrates seasonally to feed in the productive waters of temperate and subarctic latitudes from the eastern US and Canada, and Greenland (Sears et Calambokidis, 2002, Reeves et al., 2004). This seasonal migration allows blue whales to feed on their preferred and almost exclusive prey, the euphausiids or krill, to build their energy reserves for the months of the year when food may not be as abundant (Lockyer, 1984). Population size is unknown (Sears et Calambokidis, 2002) but thought to comprise less than 250 mature individuals. Very few cow-calf pairs have been observed over the past 30 years, raising questions about female body condition and adequacy of food supply for successful reproduction and calf survival (Beauchamp et al.,

2009).

Because they are the largest animals on Earth with highly specialized diet (stenophagous), blue whales exhibit the greatest absolute metabolic demands, and their foraging behaviour is strongly driven by the depth of dense krill patches (Goldbogen et al., 2013a). As a result, they are particularly vulnerable to changes in prey abundance or distribution (Croll et al., 1998, Clapham et al., 1999, Acevedo-Guitierrez et al., 2002). Repeated disturbances can reduce food access and overall foraging success of blue whales by limiting diving time if oxygen stores cannot be adequately replenished at the surface, or can force them to move to areas of sub-optimal quality with less dense patches of krill. These may affect body condition and health, and has the potential to reduce reproductive output or survival (National Research Council, 2005).

Blue whales faced with anthropogenic pressures such as noise or whale watching can adopt a variety of responses. Documented reactions ranged from brief interruption in vocal activity when exposed to sonars, to cessation of deep feeding, increase in swimming speed and avoidance of noisy areas for short to long periods of time (McKenna, 2001, Croll et al., 2001, Melcón et al., 2012, Goldbogen et al., 2013b).

In this study, we assess short-term behavioural responses of blue whales exposed to whale-watching activities, using surface observations of their behaviour in relation to that of the industry.

1.3 Materials and Methods

1.3.1 Study area and fieldwork protocol

The Laurentian Channel, between Cap Colombier and Les Grandes-Bergeronnes (Figure 3), was searched for the presence of blue whales when environmental conditions were adequate for visual documentation of blue whale - industry interactions, i.e., sea state ≤ 3 on the Beaufort scale and visibility of > 2 km. Data were collected between July and September of 2006 and 2010 from a 10 m rigid-hull inflatable boat remotely positioned at 400–800 m from the whales and whale-watching vessels, and idling or immobilized to minimize disturbance. Survey design was not random or systematic, and varied between days to ensure complete coverage of the area at regular interval. Patrols were made based on previous knowledge of the area and whale distributions, and at various distances and angles to the shoreline.

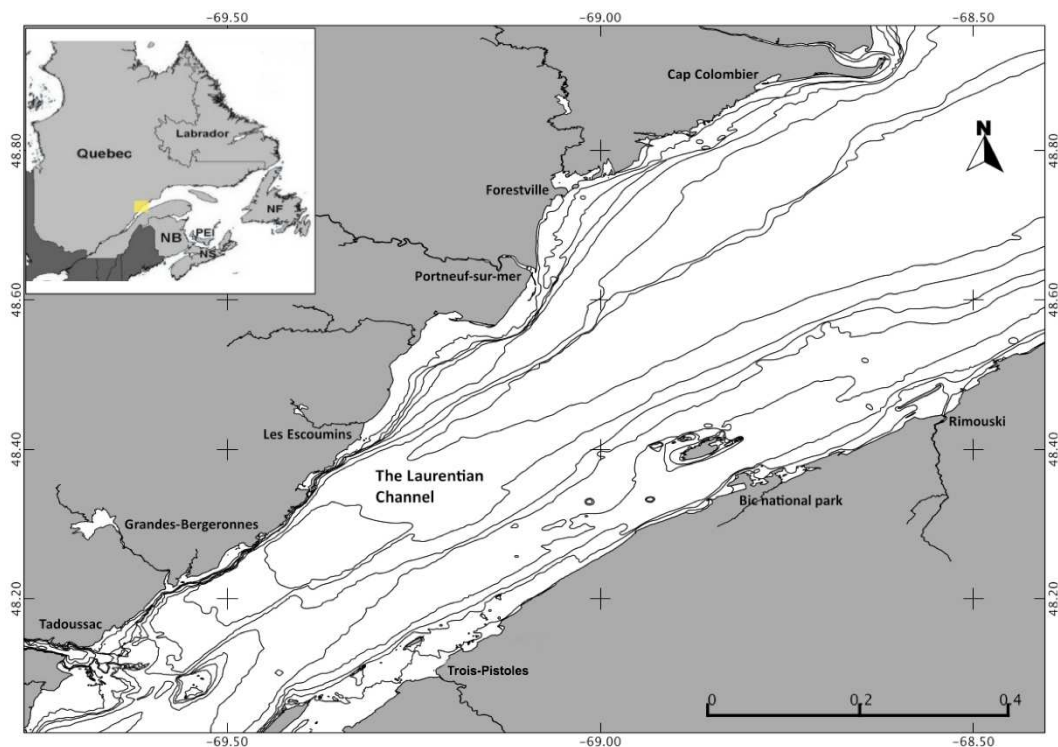


Figure 3: Study area

A team of three observers were tasked with data collection on 1) whale behaviour, 2) whale-industry interactions, and 3) vessel traffic, while the boat driver logged time of each breath. Each of the protocols for data collection is described below.

1.3.1.1 Whale behaviour

One observer was tasked with documenting the whale movement patterns and breathing interval while at the surface, as well as its position relative to the research vessel at the beginning and end of each breathing sequence. Positions relative to the research vessel were obtained by triangulating whale angle relative to Magnetic North (using binoculars with integrated compass) and estimated distance (using naked eye or a range finder) from the research vessel position, which was logged automatically every 10 s using a Global Positioning System. Whale heading was noted minimally at the beginning and end of the breathing sequence, but usually each time the animal surfaced to breathe to best describe surface movement patterns.

Surface time was defined as the interval between the first and last recorded breath prior to or following a dive. While blue whale dives are generally longer than a few seconds, at least during the day (Doniol-Valcroze et al., 2011), it was sometimes difficult in practice to determine the beginning and end of a surface sequence, particularly when blue whales were surface-feeding. When in doubt, a particular effort was made to document whale heading and position relative to the research vessel each time the animal surfaced to breathe, so that beginning and end of surface time could be defined *a posteriori* from data analysis (see below). There is uncertainty related to the systematic detection of the first breath following a dive, given sighting conditions that might not always be optimal for blow or whale detection. However, the presence of four observers and when present, the sudden movements of whale-watching vessels, were assets for detecting this first breath. In counterpart, detection of the last breath was facilitated by the previous knowledge of the position of the animal, the tendency of blue whales to show the dorsal fin, and of some individuals to show the fluke on the last breath.

Once the last breath was recorded, the behaviour and movement patterns of the focal animal during the breathing sequence was summarized, along with information on the presence of other individuals or species in the area, and number and types of vessels at distances of 0–400 m, 400–1000 m, 1000–2000 m, >2000m from the focal whale, including type and distance (in m) of the closest vessel at the time of last breath. This description also included a qualification of the movement pattern at the surface (i.e., unidirectional, or turning at various degrees creating a «J » or « U » at the surface), general behaviour (e.g., surface-feeding or not), swimming dynamism (slow, medium, high), probability of confounding the focal animal with another whale, and environmental conditions.

1.3.1.2 Whale-Industry interactions

Shortly before the expected beginning of a breathing sequence, all vessels located within 2000 m from where the whale was expected to surface were summarily identified (boat type or company name) with binoculars to accelerate data acquisition once the animal surfaced. During the breathing sequence, a description was made of the behaviour and movements of each of the vessels, starting with those closest to the whale. Data collected for each vessel included their estimated distance from the whale (i.e., 0–100 m, 100–200 m, 200–400 m, 400–1000 m, 1000–2000 m, >2000 m), as well as the type of vessel (i.e., zodiac; big tour boat; yacht; sailboat; cargo), speed (i.e., stationary; engaged; slow; moderate; fast), movement direction relative to the whale (towards or away), and angle if approaching (i.e., from the front: 315–45°, or behind: 135–225°, from the sides: 225–315 or 45–135°). This data was acquired again at the end of the breathing sequence, and without the aid of binoculars for better perspective on distances and angles.

1.3.1.3 Vessel Traffic

A radar operator was tasked with monitoring vessel movements, using target marking and movement tracing on the radar. The position of each vessel and corresponding ID were recorded and saved at the beginning and end of each breathing sequence. Mean speed and bearing of movement over the breathing sequence were calculated for each vessel using this data. Vessel type and ID (i.e., zodiac, big tour boat, yacht, sailboat, or larger cargo ships) were cross-referenced with the observer logging whale-industry interactions.

This data also allowed characterizing vessel configuration around a given whale at the beginning and end of a sequence, and distance relative to the whale.

1.3.2 Data processing

The overall quality of a focal follow was rated in the field from 1 to 5 depending on completeness of data, and proportion of time an animal was lost or might have been confused with other animals in the area. Only follows or portions of follows with unambiguous data as to the individual being followed, and with five or more complete sequence of ventilations were retained for analyses. Datasets were combined using focal sampling ID and time of beginning and end of breathing sequences.

Whale positions were determined using the following equations:

$$\text{Lat}_{\text{whale}} = \text{Lat}_{\text{boat}} + (D \cos(\theta)) 9 \cdot 10^{-6}$$

$$\text{Long}_{\text{whale}} = \text{Long}_{\text{boat}} + (D \sin(\theta)) 13.6 \cdot 10^{-6}$$

Where D is the distance between the research vessel and the whale. This distance was generally obtained using a range finder or, in some cases, estimated by eye. Theta (θ)

represents the vertical angle between the horizon and the whale in radians. The terms $9 \cdot 10^{-6}$ and $13.6 \cdot 10^{-6}$ adjust distance calculations for the specific region.

Response variables that were used to describe the behaviour of blue whales included surface time, dive time, blow rate, blow interval, and number of blow. Surface time associated with a breathing sequence was defined as the interval between the first and last blow, whereas dive time corresponded to the time elapsed between two consecutive breathing sequences. Blow rate was obtained by dividing the number of blows by surface time duration, whereas blow interval corresponded to the average time (and standard deviation) elapsed between successive blows during a given breathing sequence. Surface time constituted of only one blow had no duration associated. Data from 10 individual blue whales equipped with archival tags, and sampling depth (± 0.25 m) every second ($N = 6668$ dives; (Doniol-Valcroze et al., 2011)) provided an estimate of 6 s ($SD = 2$ s) for individual blow duration (Doniol-Valcroze et al., 2011). Breathing interval and blow rate were set to missing for breathing sequences constituted of only one blow.

Given that behavioural state might affect responsiveness to vessel approaches (Christiansen et al. 2011) tortuosity of whale movements was qualified using the straightness or linearity index (Jahoda et al., 2003, Lafortuna et al., 2003, Benhamou, 2004, 2006). This value ranged from 0 (circular path) to 1 (straight line path), and was obtained by dividing (a) the straight-line distance between the first and last position of the whale by (b) the cumulative distance covered by the animal during the period of tracking (

Figure 4).

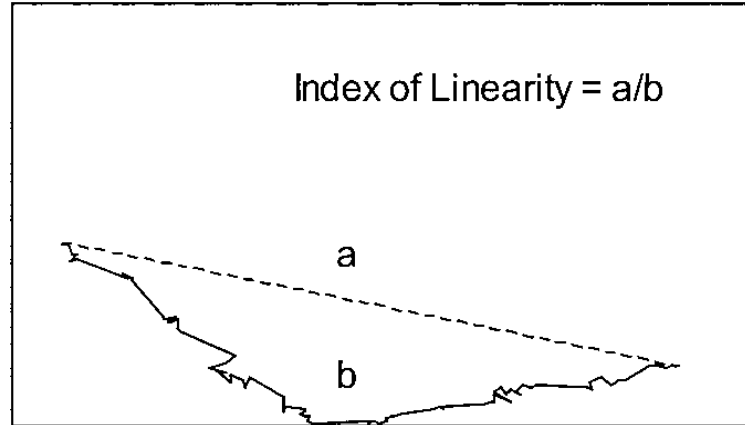


Figure 4: Illustration of how index of linearity was calculated (Jahoda et al., 2003)

We recognize that this approach is somewhat simplistic, as it does not take into account the variable duration of focal follows and possible changes in behavioural mode during focal follows. However, the Index of Linearity was used primarily to single out whales that were involved mainly in directional movements.

1.3.3 Statistical analysis

Vessels were considered to be present if observed within 2000 m from the focal animal, and absent when undetected by observers, or present beyond this distance. Vessel speed and angle of approach were difficult to record when several vessels were present, and thus were missing in a non-negligible proportion of the breathing sequence. Their inclusion as variables would have considerably reduced the dataset. Therefore, these variables were excluded from the statistical analyses, and only vessel presence, number and distance of approach were included as explanatory variables in the analysis.

Visual inspection of the data and exploratory analyses were conducted to summarize their main characteristics in easy-to-understand form. Histograms and frequency charts were produced for prospecting variability and multimodality for each blue whale response variables.

Response variables (surface time, dive time, blow rate, blow interval and n of blows) for each of the breathing sequence were compared between two experimental states, i.e., in presence and absence of vessels. To control for the autocorrelation among consecutive dives and breathing sequences, statistical tests were conducted using a random sample corresponding to one third of the data available to characterize presence and absence of vessels. A Welch t-test for unbalanced samples with unequal variance was used to test for equality of means among the two experimental states; this step was repeated 10000 times to evaluate the robustness of the conclusions. The effects of the presence of vessels on the response variables was also examined using a generalized linear mixed effects model (GLMM) for follows where blue whales were observed both in presence and absence of vessels, to control for inter-individual variability (random effect).

Two additional analyses were performed to determine which conditions between those prevailing at the beginning or at the end of a breathing sequence influenced the most the whale surface behaviour. Several explanatory variables could be examined in that perspective, including the index of surface behaviour (tortuosity index), number of vessels, and distance of approach of the nearest vessel. However GLMMs roughly require 10 observations for each explanatory variable included; small sample size and number of parameters involved in these categorical variables precluded the inclusion of all of these variables into a single analysis. As a result, on the effect of distance separating the whale from the nearest vessel at the beginning and at the end of the breathing sequence was examined using the GLMM approach, while controlling for inter-individual variability (random effect). Given that this variable includes five categories of distance (i.e., 0–200 m, 200–400 m, 400–1000 m, 1000 m–2000 m, > 2000 m) and thus four parameters, the results were first explored graphically to group some of these categories before conducting the GLMM, thereby reducing the number of associated parameters.

Data normality and variance homogeneity were assessed by visual inspection of plots of residuals against fitted values. Likelihood ratio tests comparing the models with fixed

effects to the null models with only random effects included were performed to assess whether the addition of the fixed effect augmented the likelihood of the model.

All analyses were performed using the R programming language (R Development Core Team, 2008), the *lme4* (Bates et al., 2012), the *languageR* (Baayen, 2008) and the *ggplot2* (Wickham, 2009) packages. Deviation from central tendency is expressed as standard deviation about the mean. Statistical significance was set at a p value of 0.05.

1.4 Results

1.4.1 Research effort

A total of 34 and 36 days were spent at sea looking for blue whales between July and September of 2006 and 2010, respectively, with daily patrol durations of 9 h on average. Blue whales were encountered on 66% of the days in each of the two years of study (2006 and 2010), with an average of 1.5 focal follows per day of encounter (range = 1-3 follows per day). This effort resulted in 43 encounters with blue whales, including 31 individuals in 2006 and 12 in 2010, for a total of 131 h of observation and individual follows. Ten of these follows were of insufficient quality, and were discarded, leaving 33 follows and 106.4 h of data for the analyses. Marine traffic was detected by observers during twenty-three of these follows (70%). The number of focal follows in 2006 was three times higher than in 2010, and proportion of individuals exposed to vessels higher (76%) in 2006 than in 2010 (50%). The average duration for the retained focal follows was of just over 3 h (range: 0.5-10.75 h).

Whales spent on average 17% (SD = 4.4%; N = 23 follows) of their time at the surface, in breathing mode. The degree of exposure to vessels varied among exposed whales from 5 to 100% of observation time, with an average exposure of 59% (SD = 31%) of observation time. Whales were exposed to vessels over 1 to 41 consecutive breathing sequences with an average exposure of 7.7 (SD = 9.0) breathing sequences, and over longer periods when only one vessel was present (23% of observation time, SD=18%) as opposed to when more than one were present (10% of observation time, SD = 8%).

1.4.2 Blue whale responses to the presence of vessels

The presence of vessels within 1000 m of blue whales affected their diving patterns. A Welch t-test repeated 1,000 times on a random sample for each of the parameters showed that vessel presence had a significant effect on surface time and blow number but not on

dive time, blow rate and blow interval. The p value was < 0.05 94% of the time in the case of surface time, and 89% of the time in the case of number of blows, and less than 41, 43 and 15% of the time in the case of dive time, blow rate, and blow interval, respectively.

These results indicate that blue whales decreased by 26% their surface time, and by 22% their number of blows per breathing sequence in presence of vessels (Table 1). There was a tendency, although non-significant, for blue whales to reduce dive time (by 14%) and increase blow rate (by 11%) when vessels were present (Table 1).

Table 1: Means values (SD) of blue whale response variables during the two experimental phases, with the Welch t-test significance based on the proportion (Prop S) of the 10,000 iterations that came out as significant ($p < 0.05$) versus non-significant (NS)

Variable	Without vessels		With vessels		Prop S	P
	Mean \pm SD	N	Mean \pm SD	N		
Surface time (min)	1.19 \pm 0.84	533	0.88 \pm 0.72	310	0.94	$p < 0.05$
Dive time (min)	6.41 \pm 3.78	492	5.50 \pm 3.88	297	0.41	NS
Blow rate (blow/min)	4.73 \pm 1.40	553	5.23 \pm 2.22	250	0.43	NS
Blow interval (min)	0.23 \pm 0.09	553	0.22 \pm 0.09	250	0.15	NS
Number of blow	5.23 \pm 3.11	533	4.10 \pm 2.96	310	0.89	$p < 0.05$

The negative effect of vessel presence on surface time, number of blows, but also dive time were confirmed by a GLMM using only follows where blue whales were observed both in presence and absence of vessels ($N = 16$ follows) while including individual follows as a random effect (Table 2). Likelihood ratio tests comparing the model including vessel presence as a fixed effect with the nul model confirmed the results obtained using the t-tests.

Table 2: Effects of the presence of vessels on various behavioural parameters of blue whales, as determined from GLMMs using focal follows as mixed effect. Variables presented include coefficient estimates (β), standard error SE (β), t value and significance level (P) as assesses from t test using Satterthwaite approximation to degree of freedom

Variable	Predictor	Coef. (β)	SE (β)	t value	P^*
Surface time	Intercept	1.39	0.16	8.17	0.0001
	Vessel effect	-0.15	0.05	-2.95	0.001
Dive time	Intercept	7.76	0.95	8.20	0.0001
	Vessel effect	-0.46	0.20	-2.28	0.023
Blow rate	Intercept	4.72	0.21	23.02	0.0001
	Vessel effect	0.23	0.14	1.6	0.12
Blow interval	Intercept	0.23	0.01	23.7	0.0001
	Vessel effect	-0.01	0.008	-1.56	0.12
Number of blow	Intercept	5.92	0.75	7.94	0.0001
	Vessel effect	-0.36	0.16	-2.18	0.030

1.4.3 Tortuosity of whale movement

Frequency and density distributions were bimodal for surface time, with peaks around 0.4 and 1.3 min (Figure 5). The analysis of the index of linearity (IOL) using the 25 individuals with location data at the beginning and end of each breathing sequence revealed high inter-individual variability in movement patterns, with trajectories varying from quasi-linear to highly convoluted depending on individuals. A threshold was set at around 0.5 based on IOL values distribution (Figure 6), which described two movement patterns interpreted as directional mode (> 0.5) and foraging mode (< 0.5).

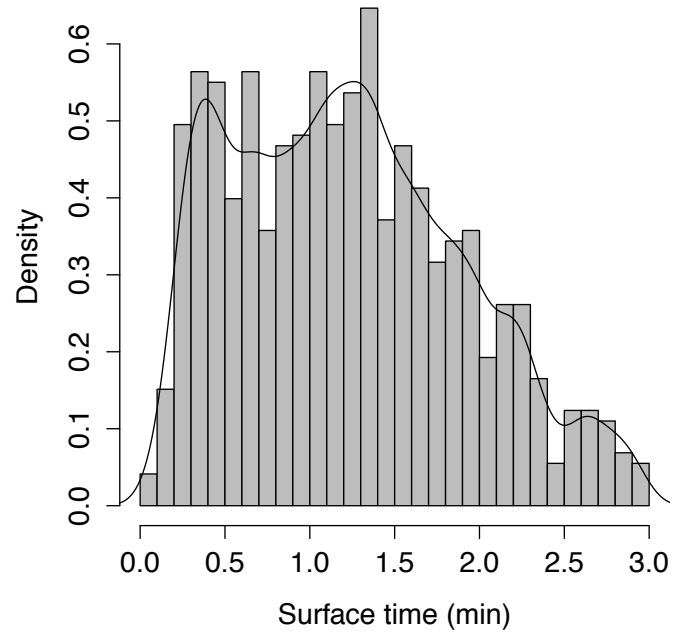


Figure 5: Frequency and density distribution of surface time

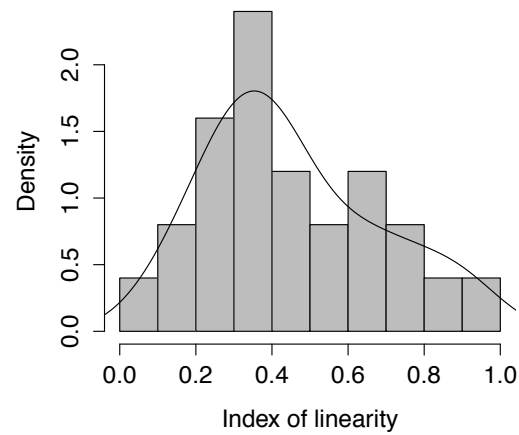


Figure 6: Frequency and density distribution of the index of linearity (IOL) of blue whale movements during observation time (N = 25 individuals)

1.4.4 Blue whale responses to distance of approach

The average number of vessels to which blue whales were exposed varied little with distance with a value varying between 1.3 and 1.5 vessels for the 0-400 m, 0-1000 m, or 0-2000 m ranges, and maxima of 8 vessels within 400 m, and up to 16 vessels both for distances up to 1000 and to 2000 m. Similar average values were obtained when considering each bin of distance separately, and when considering distribution at the beginning or at the end of their breathing sequences (Table 3). The number of vessels detected beyond 2000 m was lower, but this likely reflects a reduced capacity to detect small vessels from afar.

Table 3: Mean (SD) and maximum number of vessels by category of distance of approach at the beginning and end of breathing sequences

Distance approach (m)	Beginning of sequence			End of sequence		
	Mean (\pm SD)	Max	N	Mean (\pm SD)	Max	N
0-200	1.43 (0.84)	4	23	1.45 (1.39)	6	20
200-400	1.34 (0.97)	5	26	1.45 (0.91)	4	25
400-1000	1.40 (1.00)	6	81	1.41 (0.82)	5	43
1000-2000	1.45 (0.75)	4	57	1.37 (0.81)	4	48
≥ 2000	1.16 (0.38)	2	18	1.29 (0.62)	3	24

Clearer and more pronounced trends with distance were observed in several of the response variables when using distance of the nearest vessel at the beginning compared to that measured at the end of the breathing sequence (Figure 7); this suggests that blue whale tune their surface behaviour and duration of the following dive according to the distance separating them from vessels at the beginning more than at the end of their breathing sequence. Graphical representation of the change in each of the response variable with distance indicate a progressive reduction in total surface time, number of blow, and dive time following vessel exposure with proximity to the whale at the initiation of the breathing sequence, with generally lower values at distances of less than 1000 m (Table 4). The most important changes in response variables occurred when vessels were within 400 m of a blue whale at the time it surfaced to initiate a breathing sequence (Figure 7). Contrasting

response variables for vessels within and beyond 400 m revealed a significant difference between these two groups for surface time, dive time and number of blows (t-test, all $p \leq 0.007$). Resampling 1000 times the data for distances > 400 m to reduce sample size to that for distances < 400 m (i.e., $N = 45$), and to account to some extent for inter-individual variability, resulted in those significant differences occurring 97% of the time for number of blows, and over 70% of the time for surface time and dive time. Compared to when vessels were further away than 400 m, the presence of vessels within 400 m from the whales resulted in a shortening by 26% of breathing sequence, with a 31% reduction in the number of breaths taken, and a 28% reduction in duration of the following dive.

Table 4: Mean (SD) values for various blue whale surface and dive parameters as a function of the distance of approach of the closest vessel at the beginning and end of the breathing sequences

Variable	Distance approach (m)	Begining of sequence			End of sequence		
		Mean	±SD	N	Mean	±SD	N
Surface time (min)	0-200	0.74	0.57	17	1.26	0.61	24
	200-400	0.86	0.56	31	0.94	0.57	21
	400-1000	1.07	0.63	76	1.21	0.59	39
	1000-2000	1.15	0.78	53	1.20	0.66	43
	> 2000	1.42	0.55	12	1.58	0.71	19
Dive time (min)	0-200	5.76	4.33	17	7.86	4.56	24
	200-400	4.07	3.55	31	6.12	3.91	21
	400-1000	6.33	3.78	76	6.48	3.61	39
	1000-2000	6.80	3.90	53	7.48	3.91	43
	> 2000	7.67	3.77	12	7.45	2.89	19
Blow rate (min)	0-200	5.54	2.42	17	4.73	1.54	24
	200-400	4.89	2.09	31	5.22	1.87	21
	400-1000	4.90	1.47	76	4.92	1.41	39
	1000-2000	5.42	2.61	53	5.51	2.93	43
	> 2000	4.21	0.91	12	4.57	1.25	19
Blow rate (min)	0-200	0.22	0.12	17	0.23	0.08	24
	200-400	0.25	0.13	31	0.23	0.12	21
	400-1000	0.22	0.08	76	0.22	0.08	39
	1000-2000	0.21	0.08	53	0.21	0.08	43
	> 2000	0.25	0.06	12	0.24	0.08	19
Number of blow	0-200	3.19	1.52	17	5.46	2.36	24
	200-400	3.65	2.23	31	4.43	2.66	21
	400-1000	4.87	2.89	76	5.62	2.83	39
	1000-2000	5.27	3.06	53	5.60	2.80	43
	> 2000	5.92	2.27	12	6.74	2.62	19

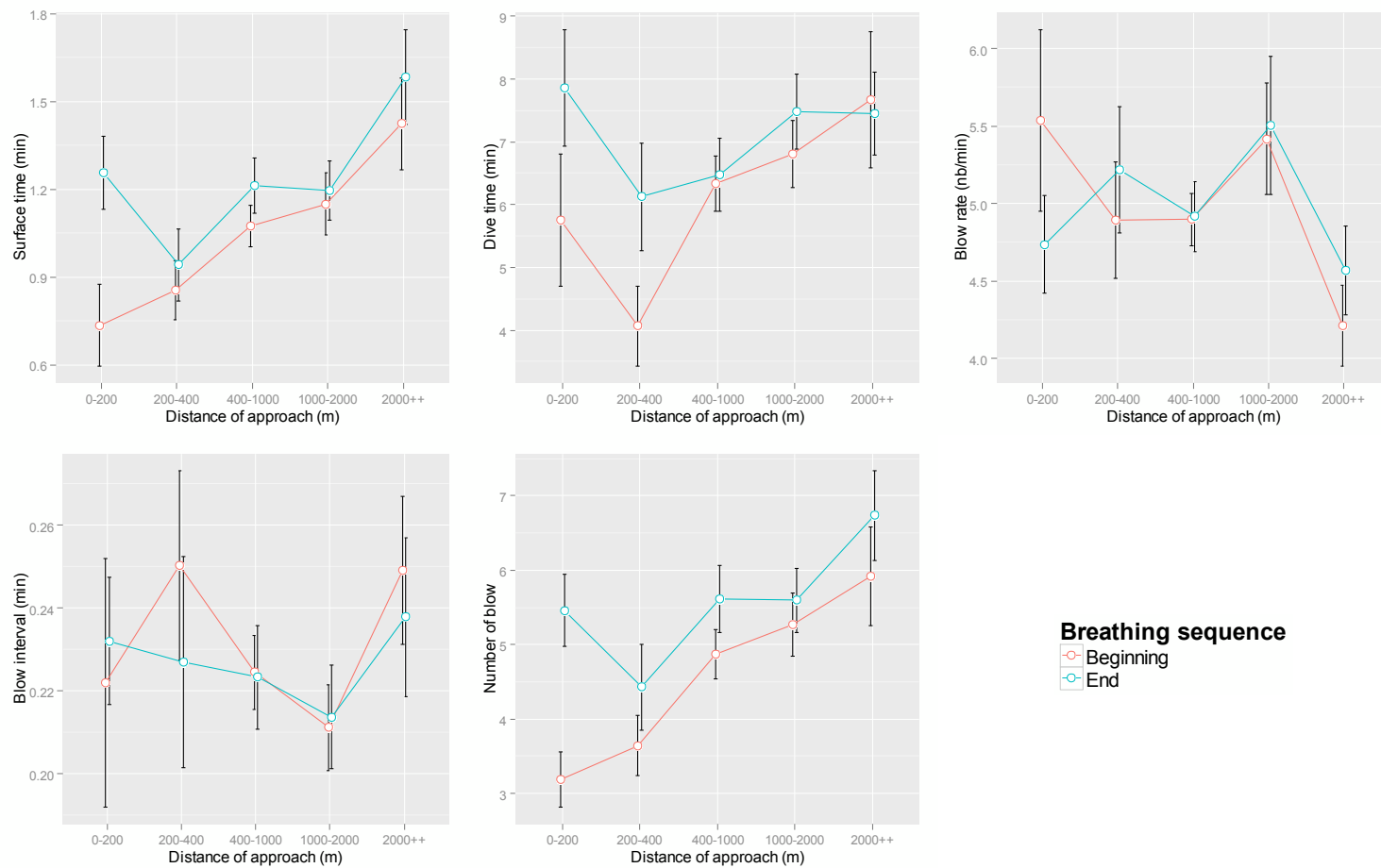


Figure 7: Mean (SE) values for various blue whale behavioural parameters as a function of vessel distance from the whale at the beginning (red curve) and end (blue curve) of breathing sequences

1.5 Discussion

Blue whales are mammals and thus, face the challenge of feeding underwater while needing to breathe air at the surface. As such, they are central-place foragers (Kramer, 1988b), for which the central place is the surface. As predicted by the optimal foraging theory for central place foragers, blue whales feeding in the St. Lawrence Estuary adjust the number of mouthful they take and total time spent foraging depending on the depth where food is located (Doniol-Valcroze et al., 2011). Doing so, they make the best use of their oxygen stores to optimize the time spent underwater, time dedicated to foraging versus time spent at the surface recovering from the dive (oxygen replenishment) (Doniol-Valcroze et al., 2011). In addition, they increase their recovery time at the surface as the time spent foraging increases, particularly for the longer dives (Lesage and Doniol-Valcroze, Unpublished Data). It follows that the characteristics of surface breathing sequences may serve as indicators for potential effects on diving and foraging time. These parameters are commonly used to assess the severity of effects associated with noise or vessel exposure on marine mammals (Baker et Herman, 1989, Corkeron, 1995, Jahoda et al., 2003, Richter et al., 2006, Morete et al., 2007, Stamation et al., 2010).

Oxygen is a limiting factor in air-breathing vertebrates. Some marine mammals, including blue whales, glide during some portions of their dives to reduce cost of transport, a behaviour that reduces oxygen consumption (Calambokidis et al., 2007, Goldbogen et al., 2011). Being one of the largest predators on Earth, blue whales have the shortest dive durations relative to their theoretical aerobic dive limit (TADL) which is the amount of time that a diver is able to remain under water relying solely on its oxygen stores (Acevedo-Guitierrez et al., 2002). Croll et al. (2001) explains that by the fact that the rate of energy expenditure is greater in blue whales than in any other diving predator. This high energetic cost is related to the unique feeding strategy of rorquals, the lunge- feeding, which consists in a high-drag, mouth-open configuration aimed at engulfing large quantities of prey-laden water (Goldbogen et al., 2011). Engulfment metabolism reaches an extreme in blue whales due to their very large size, and may involve significant

contribution of anaerobic metabolism during lunges (Potvin et al., 2009), limiting dive duration in blue whales (Goldbogen et al., 2013a). Oxygen is acquired at the surface with diminishing returns, and as a result, recovery times increase rapidly with the lengthening of the preceding dive (Kooyman et Ponganis, 1998). It follows that long dives require spending a higher proportion of time recovering at the surface compared to shorter dives (Kramer, 1988a). Blue whales are not considered as a long-diving species (Schreer et Kovacs, 1997, Friedlaender et al., 2014). However, their costly feeding strategy may lead to exhaustion of their oxygen stores on a regular basis (Potvin et al., 2012), particularly during daytime when blue whales perform longer dives and forage at deeper depths compared to nighttime (Doniol-Valcroze et al., 2011, Goldbogen et al., 2011). Blue whales appear to use anaerobic metabolism less often in the St. Lawrence Estuary, likely as a result of their relatively shallow (< 130 m) foraging depths in this area (Doniol-Valcroze et al., 2011, 2012).

The 26% decrease in surface time and 31% decrease in the number of blow per breathing sequence documented when vessels were present within 400 m from blue whales likely reduced time for oxygen replenishment, and amount of oxygen available for the following dives, which was shortened by 28%. Similar reduction in surface time in response to approaching vessels have been documented for other cetacean species, including humpback whales, right whales, killer whales and sperm whales (Baker et Herman, 1989, Williams et al., 2002, Lundquist et al., 2008).

In sperm whales, a deep and long-diving species which has coincidentally long recovery time at the surface, a 17% reduction in surface time was estimated to reduce foraging time by 36% (Gordon et al., 1992). In St. Lawrence Estuary blue whales, a 28% reduction in dive time was observed when vessels approached within 400 m from the whale. Given that foraging depth is fixed and dictated by where the krill densities are, and given that transit speed is relatively constant among individuals (Goldbogen et al., 2011), it follows that transit time is generally incompressible. As a result, a reduction in diving time will have a direct incidence on foraging time, or the number of mouthfuls blue whales are

able to take during a reduced dive time, on the basis of the reasonable assumption that the time necessary to perform a lunge is also relatively incompressible. Given that blue whales vary the number of mouthfuls of prey they take according to foraging depths (Doniol-Valcroze et al., 2011), the reduction in foraging time, or the number of mouthfuls taken during a dive, will be greater when foraging at depth or during daytime, than near the surface or during nighttime. Based on foraging data acquired from St. Lawrence Estuary blue whales, the 28% reduction in dive time may mean a deprivation from accessing 1 to 3 mouthful of prey per dive (Doniol-Valcroze et al., 2011). Whale-watching activities occur during daytime exclusively, when impacts on foraging time are likely to be the most important.

The short-term behavioural impact demonstrated in this study could therefore have further implications for the endangered population of blue whales in the St. Lawrence estuary. Given that blue whales spend on average 70% of their time foraging (Doniol-Valcroze et al., 2011), the activity most likely to be impacted is foraging. A sustained presence of vessels within 400 m from blue whales may, over prolonged periods, reduce the foraging efficiency of blue whales, affect their energy budgets and may limit their capacity to replenish their body reserves.

Reducing disturbance is important goal because short-term behavioural responses to disturbance from whale-watching can have long-term consequences for individuals and populations (Lusseau et Bejder, 2007). Small consequences of repeated disturbance (e.g. in terms of disrupting prey acquisition in a well-known foraging area), could cost foraging opportunities, and thus may lead to abandon preferred habitat (Williams et Ashe, 2007). Bejder et al. (2009) note that there may be many factors that could result in animals tolerating disturbance. For instance, the fact that a disturbed area is important for feeding (the St. Lawrence Estuary in our case); whether an animal has made a significant investment in time and energy in a site or has little alternate feeding options. Therefore, lack of significant changes (e.g. changes in surface behaviour parameters through vessel's distance approach) does not necessarily indicate lack of effects.

The analysis on distance of approach revealed that blue whale behavioural responses were more strongly influenced by vessel distance at the beginning than at the end of a breathing sequence. This suggests that surface time and associated variables are determined by the whale at the initiation of their surfacing more than a result of adjustments or abortion of the breathing sequence based on vessel distance later on during the breathing sequence. In general, changes in surfacing patterns of cetaceans have been linked to avoidance strategies, commonly used by many different whale species to elude predators (Williams et al., 2002, Schaffar et al., 2009, Christiansen et al., 2013). The decrease in surface time, dive time and number of blow could be evidence of vertical avoidances strategies. In the case of blue whales observed in this study, the use of this behaviour suggests that the presence of boats is viewed as a threat from which to escape.

Age, sex and physiological condition are likely to affect surface breathing patterns and movement irrespective of boat presence or absence (Constantine, 2001, Lusseau, 2003). However, we were unable to record this data in the field.

The potential long-term effects of whale watching on mysticetes remain. Some study addressing the biological effects of boat exposure on large cetaceans reported direct evidence for negative effects of whale-watch exposure on reproduction and foraging efficiency (Lusseau, 2004, Weinrich et Corbelli, 2009). The potential implications of whale-watch disturbance on feeding grounds could be different and are important to consider.

In this study we showed that a majority of the blue whales using the St. Lawrence Estuary to feed, are exposed to whale-watching activities, some of these individuals for extended periods of time, and probably daily over their summer feeding period. Whale-watching activities reduced surface time, the number of breaths animals took during a breathing sequence, and foraging time, and these effects were particularly notable when vessels approached within 400 m from the whales. It is noteworthy that effects surface and dive behaviour were perceptible when vessels were at distances up to 2000 m from blue whales. These results also indicate that the recommended exclusion radius of 400 m for

blue whale observations in the Saguenay-St. Lawrence Marine Park is coherent with the results obtained in this study. While a direct assessment of the impact of whale-watching on foraging success was not possible in this study, the reduction in dive time of an average 28% is worrisome, especially for individuals which are repeatedly exposed to vessels over their feeding season. Studies monitoring diving behaviour, including foraging success such as in the study conducted by (Doniol-Valcroze et al., 2011), concomitantly to the whale breathing and movement patterns at the surface, and whale-watching activities, could further our understanding of the impact of the Industry on blue whales. Bio-energetic studies relating feeding success to reproductive success may also help determine the threshold beyond which whale-watching or other marine traffic or noise sources may reduce reproductive success.

CHAPITRE 3

CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude, qui s'inscrit dans le cadre du programme de rétablissement de la population du rorqual bleu de l'Atlantique Nord (Beauchamp et al., 2009) avait comme objectif principal l'estimation et la quantification de l'impact du dérangement des activités d'observation en mer (AOM) dans l'estuaire du Saint-Laurent sur l'alimentation des rorquals bleus.

L'atteinte de cet objectif repose sur l'analyse de données de surface afin de quantifier l'impact de la présence et des distances d'approches des AOM sur certains paramètres du comportement de plongée du rorqual bleu (ex. : temps de surface, temps de plongée, fréquence des ventilations, intervalle entre les ventilations et nombre de ventilations).

Deux campagnes de terrain réalisées entre les mois de juillet et septembre 2006 et 2010 ont été réalisées pour quantifier les interactions entre les AOM et les rorquals bleus. Des mesures décrivant les comportements des bateliers (nombre, vitesse, distance et angles d'approche) et le comportement de surface des rorquals bleus (durée des séquences de surface et de plongée, nombre de souffles, cap de déplacement, distancent par rapport au bateau d'observation) ont été effectuées. Au final, 131 h de données d'observation, équivalentes à 43 suivis de rorqual bleu ont été recueillies entre les deux saisons de terrain de 2006 et de 2010.

Une première analyse de comparaison des paramètres comportementaux des rorquals bleus a été menée en présence et en absence des bateliers. Le résultat a montré que les baleines réagissent à la présence des bateliers, par une diminution du temps de surface, du nombre de ventilations, et du temps passé en plongée, qu'ils tentent de combler par une augmentation de la fréquence de leurs ventilations. Les réactions s'accroissent lorsque les bateliers sont à moins de 400 m d'un animal qui fait surface pour respirer. Ce genre de

réaction induit par la présence des bateliers, présente un impact négatif sur le temps alloué à la recherche de nourriture. Considérant que l'alimentation est une activité énergétiquement coûteuse pour le rorqual bleu, une diminution du temps de surface alloué à la récupération après une plongée pourrait lui être préjudiciable. En effet, le rorqual bleu gère au mieux ses réserves d'oxygène afin qu'il puisse optimiser le temps passé sous la surface (différence du temps passé en recherche de nourriture ou alimentation et temps de récupération de surface après une plongée) (Doniol-Valcroze et al., 2011). Les caractéristiques des séquences de respiration en surface servent d'indicateurs pour les effets potentiels sur la plongée et le temps alloué à la recherche de nourriture. Ces paramètres sont couramment utilisés pour évaluer la gravité des effets liés au bruit ou l'exposition du navire sur les mammifères marins (Baker et Herman, 1989, Corkeron, 1995, Jahoda et al., 2003, Richter et al., 2006, Morete et al., 2007, Stamation et al., 2010).

L'analyse de la distance d'approche a révélé que les réponses comportementales des rorquals bleus sont plus étroitement influencées par la distance d'approches des bateliers au début qu'à la fin des séquences de respiration. Alors que le bateau se rapproche, la baleine réagit en diminuant, mais pas de façon significative, le temps de surface, le temps de plongée et le nombre de ventilations. Cela pourrait être expliqué par le fait qu'au début d'une séquence de respiration, les bateliers approchent les baleines avec une certaine vitesse et un certain angle d'approche qui sont atténués au fur et à mesure que les bateliers progressent avec l'animal tout au long de sa séquence de respiration. On peut émettre l'hypothèse que la vitesse et l'angle d'approche inapproprié conjugué avec la distance d'approche engendrent une réaction plus significative au début qu'à la fin d'une séquence de respiration. Mais cette hypothèse n'a pas pu être testée statistiquement à cause du manque de données concernant les vitesses et angles d'approches des bateaux.

Dans la littérature, ces réactions dans les habitudes de surface des cétacés qui sont dues aux approches des bateliers ont été liées à des stratégies comportementales d'évitement, couramment utilisées par différentes espèces de baleines pour échapper à leurs prédateurs (Williams et al., 2002, Schaffar et al., 2009, Christiansen et al., 2013).

Dans le cas des rorquals bleus, la diminution remarquée du temps de surface, temps de plongée et le nombre de ventilations pourrait être une preuve de stratégies d'évitement dit « verticale ». Cette stratégie s'avère être coûteuse dans la mesure où elle pourrait modifier la consommation ainsi que le niveau d'oxygène que l'animal aurait besoin lors des moments de récupération (temps de surface) (Lusseau, 2003) affectant ainsi son métabolisme par la suite. Dans ce cas, l'évitement est susceptible d'induire des coûts énergétiquement plus élevés et des effets à long terme pour les populations de rorquals bleus exposées aux activités d'observation en mer dans l'estuaire du Saint-Laurent.

La difficulté d'étudier les rorquals bleus dans le contexte et avec le protocole de la présente étude s'est fait remarquer durant l'échantillonnage des données. De plus, le manque de données sur les vitesses et angles d'approche des bateaux a fait émerger des interrogations, notamment sur la difficulté et l'approche adoptée pour la récolte spécifique de ces données notamment dans le cas où il y aurait la présence simultanée de plusieurs bateaux autour de l'animal. Dans ce cas, les données de vitesse et des angles d'approche s'avèrent être importants pour la poursuite de l'analyse, dans la mesure où il reste encore des hypothèses à valider statistiquement.

Un des problèmes majeurs dans la compréhension du comportement des cétacés en générale et des rorquals bleus en particulier, ainsi que dans la détermination des effets du dérangement fait sur leur comportement, est la difficulté d'observer leur comportement en mer. Un certain nombre d'outils est nécessaire afin de permettre aux chercheurs de maintenir des observations à long terme d'animaux avec la moindre présence humaine minimale.

Cette étude fournit des pistes importantes pour la gestion des activités d'observations en mer plus spécialement sur les rorquals bleus au niveau de l'Estuaire du Saint-Laurent. Les diminutions du temps de surface, du temps de plongée et du nombre de ventilations des rorquals bleus et son effet potentiel sur les stratégies d'alimentation sur ces derniers sont assez importants pour en tenir compte. En considérant les effets cumulatifs potentiels, l'impact sur le bilan énergétique et sur les conditions physiques des baleines qui passent

plusieurs mois dans l'Estuaire pourrait être significatif. Cependant, de telles extrapolations restent difficiles à quantifier. Dans la perspective d'une gestion durable et prudente des activités d'observation en mer des baleines, les résultats de la présente étude justifieraient d'éventuelles mesures au niveau de la réglementation et de la gestion des AOM au niveau de l'estuaire du Saint-Laurent.

Comme perspective futures à ce travail, il sera intéressant d'étudier les patrons de déplacement de surface des rorquals bleus associés à différente situation comportementale (alimentations de surface, alimentations en plongée, déplacement) et d'observer les changements qui pourront affecter ces patrons lors de l'exposition au trafic maritime et aux activités d'observation en mer dans l'Estuaire du Saint-Laurent.

Combiner, d'une manière concomitante, la documentation en surface du degré de changement du comportement de surface des rorquals bleus selon le nombre de bateliers, leur configuration et leur stratégie d'approche avec les taux d'alimentation en profondeur en présence et en absence d'embarcations. Cette approche permettrait la quantification directe de l'impact du dérangement (mesuré depuis la surface) sur le nombre d'évènements d'alimentation (détectés durant la plongée) et ainsi fournir des lignes directrices quant aux distances et approches minimisant le dérangement de l'alimentation des rorquals bleus.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Acevedo-Guitierrez, A., D. A. Croll, et B. R. Tershy. 2002. «High feeding costs limit dive time in the largest whales». *Journal of Experimental Biology*. volume 205, pp. 1747-1753.
- Arcangeli, A., et R. Crosti. 2009. «The short-term impact of dolphin-watching on the behaviour of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in western Australia». *Journal of Marine Animals and Their Ecology*. volume 2, pp. 3-9.
- Baayen, R. H. 2008. *Analyzing Linguistic Data: A Practical Introduction to Statistics Using R*. : Cambridge: Cambridge University Press.
- Baker, C. S., et L. M. Herman. 1989. Behavioural responses of summering humpback whales to vessel traffic: Experimental and opportunistic observations. Anchorage: United States Department of the Interior.
- Bates, D. M., M. Maechler, et B. Bolker. 2012. «lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and S4 classes». *R package version 0.999999-0*.
- Beale, C. M., et P. Monaghan. 2004. «Behavioural responses to human disturbance: a matter of choice?». *Animal Behaviour*. volume 68, pp. 1065-1069.
- Beauchamp, J., H. Bouchard, P. de Margerie, N. Otis, et J.-Y. Savaria. 2009. Programme de rétablissement du rorqual bleu (*Balaenoptera musculus*), population de l'Atlantique Nord-Ouest au Canada. In *Série de Programmes de rétablissement de la Loi sur les espèces en péril*.
- Bejder, L., A. Samuels, H. Whitehead, et N. Gales. 2006. «Interpreting short-term behavioural responses to disturbance within a longitudinal perspective». *Animal Behaviour*. volume 72, pp. 1149-1158.
- Bejder, L., A. Samuels, H. Whitehead, H. Finn, et S. Allen. 2009. «Impact assessment research: use and misuse of habituation, sensitisation and tolerance in describing wildlife responses to anthropogenic stimuli». *Marine Ecology Progress Series*. volume 395, pp. 177-185.

- Bejder, L., A. Samuels, H. Whitehead, N. Gales, J. Mann, R. Connor, M. Heithaus, J. Watson-Capps, C. Flaherty, et M. Krutzen. 2006. «Decline in Relative Abundance of Bottlenose Dolphins Exposed to long-Term Disturbance». *Conservation Biology*. volume 20, pp. 1791-1798.
- Benhamou, S. 2004. «How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path:: straightness, sinuosity, or fractal dimension?». *Journal Theoretical Biology*. volume 229, pp. 209-220.
- Benhamou, S. 2006. «Detecting an orientation component in animal paths when the preferred direction is individual-dependent». *Ecology*. volume 87, pp. 518-528.
- Bierman, C. 2001. "Can cetacean conservation evolve from educating humans?" Communication présentée au 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammal Vancouver, British Columbia, Canada, Nov 28 - Dec 3.
- Blane, J. M., et J. Reiner. 1994. «The Impact of Ecotourism Boats on the St Lawrence Beluga Whales». *Environmental Conservation*. volume 21, pp. 267-269.
- Bugoni, L., L. Krause, et M. V. Petry. 2001. «Marine debris and human impacts on sea turtles in Southern Brazil». *Marine Pollution Bulletin*. volume 42, pp. 1330-1334.
- Calambokidis, J., G. S. Schorr, G. H. Steiger, J. Francis, M. Bakhtiari, G. J. Marshall, E. M. Oleson, D. Gendron, et K. Robertson. 2007. «Insights into the underwater diving, feeding, and calling behavior of blue whales from a suction-cup attached video-imaging tag (CRITTERCAM)». *Marine Technology Society Journal*. volume 41, pp. 19-29.
- Chion, C. 2011. *An Agent-based model for the sustainable management of navigation activities in the Saint Lawrence estuary*. Thèse de Doctorat, Université du Québec: École de Technologie Supérieure, Montréal.
- Chion, C. , S. Turgeon, R. Michaud, J-A. Landry, et L. Parrott. 2009. Portrait de la Navigation dans le Parc Marin du Saguenay–Saint-Laurent. Caractérisation des activités sans prélèvement de ressources entre le 1er mai et le 31 octobre 2007. : Présenté à Parcs Canada. 86 pages.
- Christiansen, F., D. Lusseau, E. Stensland, et P. Berggren. 2010. «Effects of tourist boats on the behaviour of Indo-Pacific bottlenose dolphins off the south coast of Zanzibar». *Endangered species research*. volume 11, pp. 91-99.

- Christiansen, F., C. G. Bertulli, M. H. Rasmussen, et D. Lusseau. 2015. «Estimating cumulative exposure of wildlife to non-lethal disturbance using spatially explicit capture-recapture models». *Journal of Wildlife Management*. volume 79, pp. 311-324.
- Christiansen, F., M. Rasmussen, et D. Lusseau. 2013. «Whalewatching boats disrupt the foraging activities of minke whales on a feeding ground». *Marine Ecology Progress Series*. volume 478, pp. 239-251.
- Clapham, P. J., S. B. Young, et R. L. Brownell. 1999. «Baleen whales: conservation issues and the status of the most endangered populations». *Mammal Review*. volume 29, pp. 37-62.
- Clark, C. W., W. T. Ellison, B. L. Southall, L. Hatch, S. M. Van Parijs, A. Frankel, et D. Ponirakis. 2009. «Acoustic masking in marine ecosystems: intuitions, analysis, and implication.». *Marine Ecology Progress Series*. volume 395, pp. 201-222.
- Comtois, S., C. Savenkoff, M. N. Bourassa, J. C. Brêthes, et R. Sears. 2010. «Regional distribution and abundance of blue and humpback whales in the Gulf of St. Lawrence.». *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. volume 2877, pp. viii+38.
- Constantine, R. 1999. «Effects of tourism on marine mammals in New Zealand». *Science for Conservation*. volume 106, pp. 1173-296.
- Constantine, R. 2001. «Increased avoidance of swimmers by wild bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) due to long-term exposure to swim-with-dolphin tourism». *Marine Mammal Science*. volume 17, pp. 689-702.
- Corbelli, C. 2006. *An evaluation of the impact of commercial whale watching on humpback whales, Megaptera novaeangliae, in Newfoundland and Labrador, and of the effectiveness of a voluntary code of conduct as management strategy*. Thèse de Doctorat, Department of Biology Memorial University of Newfoundland.
- Corkeron, P. J. 1995. «Humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) in Hervey Bay, Queensland: behaviour and responses to whale-watching vessels». *Canadian Journal of Zoology*. volume 73, pp. 1290-1299.
- COSEPAC. 2002. Évaluation et Rapport de situation du COSEPAC sur le rorqual bleu (*Balaenoptera musculus*) au Canada – Mise à jour. Édité par Comité sur la situation des espèces en péril au Canada. Ottawa.

- Croll, D. A., C. W. Clark, J. Calambokidis, W. T. Ellison, et B. R. Tershy. 2001. «Effect of anthropogenic low-frequency noise on the foraging ecology of Balaenoptera whales.». *Animal Conservation*. volume 4, pp. 13-27.
- Croll, D. A., B. Marinovic, S. Benson, F. P. Chavez, N. Black, R. Ternullo, et B. R. Tershy. 2005. «From wind to whales: Trophic links in a coastal upwelling system». *Marine Ecology Progress Series*. volume 289, pp. 117-130.
- Croll, D. A., B. R. Tershy, R. P. Hewitt, D. A. Demer, P. C. Fiedler, S. E. Smith, W. Armstrong, J. M. Popp, T. Kiekhefer, V. R. Lopez, J. Urban, et D. Gendron. 1998. «An integrated approach to the foraging ecology of marine birds and mammals.». *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. volume 45, pp. 1353-1371.
- Dolman, S., M. Green, E. Heskett, J. Reynolds, et N. Rose. 2006. Report of the Advisory Group on Acoustic Impacts on Marine Mammals to the Marine Mammal Commission. Marine Mammal Commission. edited by Environmental Caucus Statement.
- Doniol-Valcroze, T., V. Lesage, J. Giard, et R. Michaud. 2012. «Challenges in marine mammal habitat modelling: evidence of multiple foraging habitats from the identification of feeding events in blue whales». *Endangered species research*. volume 17, pp. 255-268.
- Doniol-Valcroze, T., V. Lesage, J. Giard, et R. Michaud. 2011. «Optimal foraging theory predicts diving and feeding strategies of the largest marine predator.». *Behaviour Ecology*. volume 22, pp. 880-888.
- Edds, P. L., J. Macfarlane, et F. Andrew. 1987. «Occurrence and general behavior of balaenopterid cetaceans summering in the St. Lawrence Estuary, Canada». *Canadian Journal of Zoology*. volume 65, pp. 1363-1376.
- Edds, P. L., et J. A. F. Macfarlane. 1987. «Occurrence and general behavior of balaenopterid cetaceans summering in the St. Lawrence Estuary, Canada.». *Canadian Journal of Zoology*. volume 65, pp. 1363-1376.
- Ellison, W., B. Southall, C. Clark, et A. Frankel. 2012. «A new context-based approach to assess marine mammal behavioral responses to anthropogenic sounds». *Conservation Biology*. volume 26, pp. 21-28.

- Foot, A. D., R. W. Osborne, et A. R. Hoelzel. 2004. «Whale-call response to masking boat noise». *Nature*. volume 428, pp. 910.
- Friedlaender, A. S., J. A. Goldbogen, E. L. Hazen, J. Calambokidis, et B. L. Southall. 2014. «Feeding performance by sympatric blue and fin whales exploiting a common prey resource». *Marine Mammal Science*. volume 31, pp. 345-354.
- Gill, J. A., K. Norris, et W. J. Sutherland. 2001. «Why behavioural responses may not reflect the population consequences of human disturbance». *Biological Conservation*. volume 97, pp. 265-268.
- Goldbogen, J. A., J. Calambokidis, E. M. Oleson, J. Potvin, N. D. Pyenson, G. Schorr, et R. E. Shadwick. 2011. «Mechanics, hydrodynamics and energetics of blue whale lunge feeding: efficiency dependence on krill density». *Journal of Experimental Biology*. volume 214, pp. 131-146.
- Goldbogen, J. A., A. S. Friedlaender, J. Calambokidis, M. F. McKenna, M. Simon, et D. P. Nowak. 2013a. «Integrative Approaches to the Study of Baleen Whale Diving Behavior, Feeding Performance, and Foraging Ecology». *BioScience*. volume 63, pp. 90-100.
- Goldbogen, J. A., B. L. Southall, S. L. DeRuiter, J. Calambokidis, A. S. Friedlaender, E. L. Hazen, E. A. Falcone, G. S. Schorr, A. Douglas, D. J. Moretti, C. Kyburg, M. F. McKenna, et P. L. Tyack. 2013b. «Blue whales respond to simulated mid-frequency military sonar». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. volume 280, pp. 1-8.
- Gordon, J., R. Leaper, F. G. Harthley, et O. Chappell. 1992. «Effects of whalewatching vessels on the surface and underwater acoustic behaviour of sperm whales off Kaikoura, New Zealand». *Science & research series*. volume 1, pp. 0113-3713.
- Halpern, B. S., S. Walbridge, K. A. Selkoe, C. V. Kappel, F. Micheli, C. D'Agrosa, J. F. Bruno, K. S. Casey, C. Ebert, H. E. Fox, R. Fujita, D. Heinemann, H. S. Lenihan, E. M. P. Madin, M. T. Perry, E. R. Selig, M. Spalding, R. Steneck, et R. Watson. 2008. «A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems». *Science*. volume 319, pp. 948-952.
- Haviland-Howell, G., A. S. Frankel, C. M. Powell, A. Bocconcelli, R. L. Herman, et L. S. Sayigh. 2007. «Recreational boating traffic: a chronic source of anthropogenic noise in the Wilmington, North Carolina Intracoastal Waterway». *Journal of the Acoustical Society of America*. volume 122, pp. 151-160.

- Hildebrand, J. A. 2004. Impacts of anthropogenic sound on cetaceans. edited by Scientific Committee. WC/SC/56/E13 International Whaling Commission.
- Hoyt, E. 2001. Whale watching 2001: Worldwide tourism numbers, expenditures, and expanding socio-economic benefits. Report to: International Fund for Animal Welfare. Crowborough, UK.
- Hoyt, E., et G. T. Hvenegaard. 2002. «A Review of Whale-Watching and Whaling with Applications for the Caribbean». *Coastal Management*. volume 30, pp. 381-399.
- International Fund for Animal Welfare. 1997. Report of the workshop on the Educational Values of Whale Watching, Provincetown, Massachusetts, USA, May 8-11, 1997. Yarmouth Port, MA: International Fund for Animal Welfare.
- International Whaling Commission. 1994a. Forty-fourth Report of the International Whaling Commission. Cambridge.
- International Whaling Commission. 1994b. Chairman's report of the forty-fifth annual meeting. Appendix 9. IWC resolution on whalewatching Vol. 44, Reports of the International Whaling Commission.
- Jahoda, M., C. Lafortuna, N. Biassoni, C. Almirante, A. Azzelino, S. Panigada, M. Zanardelli, et G. Notarbartolo di Sciara. 2003. «Mediterranean fin whale's (*Balaenoptera physalus*) response to small vessels and biopsy sampling assessed through passive tracking and timing of respiration». *Marine Mammal Science*. volume 19, pp. 96-110.
- Jensen, F. H., M. Wahlberg, L. Bejder, et P. Madsen. 2008. «Noise levels and masking potential of small whale watching and research vessel around two delphinid species». *Bioacoustics*. volume 17, pp. 166-168.
- Kooyman, G. L., et P. J. Ponganis. 1998. «The physiological basis of diving to depth: birds and mammals.». *Annual Review of Physiology*. volume 60, pp. 1-9.
- Kramer, D. L. 1988a. «The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals». *Canadian Journal of Zoology*. volume 66, pp. 89-94.
- Kramer, D. L. 1988b. «mammals. Ann Rev Physiol. 60:19. Kramer DL. 1988. The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals.». *Canadian Journal of Zoology*. volume 66, pp. 89.

- Lafortuna, C. L., M. Jahoda, A. Azzellino, F. Saibene, et A. Colombini. 2003. «Locomotor behaviours and respiratory pattern of the Mediterranean fin whale (*Balaenoptera physalus*)». *European Journal of Applied Physiology*. volume 90, pp. 387–395.
- Lesage, V., C. Barette, M. C. S. Kingsley, et B. Sjure. 1999. «The effect of vessel noise on the vocal behaviour of belugas in the St Lawrence River estuary, Canada.». *Marine Mammal Science*. volume 15, pp. 65-84.
- Lesage, V., J.-F. Gosselin, M. O. Hammill, M. C. S. Kingsley, et J. W. Lawson. 2007. Ecologically and Biologically Significant Areas (EBSAs) in the Estuary and Gulf of St. Lawrence - A marine mammal perspective. edited by DFO Canadian Science Advisory Secretariat.
- Lien, J. 2001. «Les principes de conservation justifiant la réglementation de l'observation des baleines au Canada par le ministère des Pêches et des Océans : une approche prudente.». *Rapport technique canadien des sciences halieutiques et aquatiques* 2363. volume pp. 38.
- Lockyer, C. 1984. "Review of baleen whales (*Mysticeti*) reproduction and implications for management." Dans Reproduction in whales, dolphins and porpoises. Proceedings of the conference, Sous la direction de W. F. Perrin, R. L. Brownell Jr et D. P. Demaster, (p. 25-48).
- Lockyer, C. 1986. «Body fat condition in Northeast Atlantic fin whales, *Balaenoptera physalus*, and its relationship with reproduction and food resource.». *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences*. volume 43, pp. 142-147.
- Lundquist, D., M. Sironi, B. Würsig, et V. Rowntree. 2008. "Changes in the movement patterns of southern right whales in response to simulated swim-with-whale tourism at Península Valdés, Argentina." Communication présentée au the International Whaling Commission Scientific Committee., IWC Secretariat, Cambridge.
- Lusseau, D. 2004. «The hidden cost of tourism: Detecting long-term effects of tourism using behavioral information.». *Ecology and Society*. volume 9.
- Lusseau, D. 2003. «Effects of Tour Boats on the Behavior of Bottlenose Dolphins: Using Markov Chains to Model Anthropogenic Impacts». *Journal of Cetacean Research and Management*. volume 17, pp. 1785-1793.

- Lusseau, D., D. Bain, R. Williams, et J. C. Smith. 2009. «Vessel traffic disrupts the foraging behavior of southern resident killer whales *Orcinus orca*». *Endangered species research*. volume 6, pp. 211-221.
- Lusseau, D., et L. Bejder. 2007. «The Long-term Consequences of Short-term Responses to Disturbance Experiences from Whalewatching Impact Assessment». *International Journal of Comparative Psychology*. volume 20, pp. 228-236.
- Lusseau, D., E. Slooten, et R. J. C. Currey. 2006. «Unsustainable dolphin-watching tourism in Fiordland, New Zealand». *Tourism in Marine Environments*. volume 3, pp. 173-178.
- Matsuda, N., M. Shirakihara, et K. Shirakihara. 2011. «Effects of dolphin-watching boats on the behavior of Indo-Pacific bottlenose dolphins off Amakusa-Shimoshima Island, Japan». *Nippon Suisan Gakkaishi*. volume 77, pp. 8-14.
- Mattson, M. C., J. A. Thomas, et D. St. Aubin. 2005. «The effect of boat activity on the behaviour of bottlenose dolphins (*Tursiops truncatus*) in waters surrounding Hilton Head Island, South Carolina». *Aquatic Mammals*. volume 31, pp. 133-140.
- McKenna, M. F. 2001. *Blue whale response to underwater noise from commercial ships*. . Thèse de Doctorat, University of California San Diego, California.
- Melcón, M. L., Cummins A. J., Kerosky S. M., Roche L. K., et Wiggins S. M. 2012. «Blue Whales Respond to Anthropogenic Noise». *PLoS One*. volume 7.
- Michaud, R., et J. Giard. 1998. «Les rorquals communs et les activités d'observation en mer dans l'estuaire du Saint-Laurent entre 1994 et 1996 : 2.Évaluation de l'impact des activités d'observation en mer sur le comportement des rorquals communs.». *Rapport final. GREMM, Tadoussac, QC*. volume pp. 28p.
- Michaud, R., et M. C. Gilbert. 1993. Les activités d'observations en mer des baleines dans l'estuaire du Saint-Laurent : situation actuelle et problématique. Rapport final présenté à Parcs Canada. Tadoussac, QC: GREMM.
- Miller, L. J., M. Solangi, et S. A. Kuczaj. 2009. «Immediate response of Atlantic bottlenose dolphins to high-speed personal watercraft in the Mississippi Sound.». *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. volume 88, pp. 1139-1143.

- Morete, M. E., T. L. Bisi, et S. Rosso. 2007. «Mother and calf humpback whale responses to vessels around the Abrolhos Archipelago, Bahia, Brazil». *Journal of Cetacean Research and Management*. volume 9, pp. 241-248.
- National Research Council. 2003. Ocean Noise and Marine Mammals, The National Academy of Science, États-Unis.
- National Research Council. 2005. Marine mammal populations and ocean noise: determining when noise causes biologically significant effect, The National Academy Press. Washington DC.
- New, L. F., J. Harwood, L. Thomas, C. Donovan, J. S. Clark, G. Hastie, P. M. Thompson, B. Cheney, L. Scott-Hayward, et D. Lusseau. 2013. «Modelling the biological significance of behavioural change in coastal bottlenose dolphins in response to disturbance». *Functional Ecology*. volume 27, pp. 314-322.
- Nowacek, D. P., L. H. Thorne, D. W. Johnston, et P. L. Tyack. 2007. «Responses of cetaceans to anthropogenic noise». *Mammal Review*. volume 37, pp. 81-115.
- O'Connor, S., R. Campbell, H. Cortez, et T. Knowles. 2009. Whale Watching Worldwide: tourism numbers, expenditures and expanding economic benefits, a special report from the International Fund for Animal Welfare. Yarmouth MA, USA: prepared by Economists at Large.
- Parc marin du Saguenay-Saint-Laurent. 2010. Plan de gestion des activités en mer dans le parc marin du Saguenay–Saint-Laurent (2011-2017). Mai 2011.
- Peterson, H. A. 2001. "Whale behavioural responses and human perception: An assessment of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) and vessel activity near Juneau Alaska." Communication présentée au 14th Biennial Conference on the Biology of Marine Mammals, Vancouver, British Columbia, Canada, Nov 28 - Dec 3.
- Pirotta, E., N. D. Merchant, P. M. Thompson, T. R. Barton, et D. Lusseau. 2015. «Quantifying the effect of boat disturbance on bottlenose dolphin foraging activity». *Biological Conservation*. volume 181, pp. 82-89.
- Potvin, J., J. A. Goldbogen, et R. E. Shadwick. 2012. «Metabolic expenditures of lunge feeding rorquals across scale: Implications for the evolution of filter feeding and the limits to maximum body size». *PLOS ONE* 7.

- Potvin, J., J. A. Goldbogen, et R. E. Shadwick. 2009. «Passive versus active engulfment: verdict from trajectory simulations of lunge-feeding fin whales *Balaenoptera physalus*.». *Journal of The Royal Society Interface*. volume 6, pp. 1005-1025.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Ramp, C., M. Bérubé, W. Hagen, et R. Sears. 2006. «Survival of adult blue whales *Balaenoptera musculus* in the Gulf of St. Lawrence, Canada.». *Marine Ecology Progress Series*. volume 319, pp. 287-295.
- Ramp, C., et R. Sears. 2012. Distribution, densities, and annual occurrence of individual blue whales (*Balaenoptera musculus*) in the Gulf of St. Lawrence, Canada from 1980-2008. Édité par DFO Canadian Science Advisory Secretariat.
- Reeves, R. R., T. D. Smith, E. A. Josephson, P. J. Clapham, et G. Woolmer. 2004. «Historical observations of humpback and blue whales in the North Atlantic Ocean: clues to migratory routes and possibly additional feeding grounds». *Marine Mammal Science*. volume 20, pp. 774-786.
- Richardson, W. J., C. R. Greene, C. I. Malme, et D. H. Thomson. 1995. Marine mammals and noise. San Diego, California: Academic Press.
- Richter, C., S. Dawson, et E. Slooten. 2006. «Impacts of commercial whale watching on male sperm whales at Kaikoura, New Zealand.». *Marine Mammal Science*. volume 22, pp. 46-63.
- Richter, C., S. M. Dawson, et E. Slooten. 2003. «Sperm whale watching off Kaikoura, New Zealand: effects of current activities on surfacing and vocalisation patterns». *Science for Conservation Biology*. volume 219.
- Samuels, A., H. Whitehead, J. Mann, R. Connor, et M. Heithaus. 2004. "Short and long term effects of wildlife tourism on Indo-Pacific bottlenose dolphins (*Tursiops sp.*) in Shark Bay, Western Australia." Communication présentée au 18th Annual Conference of the European Cetacean Society, Kolmarden, Sweden, Mar 28 - 31.
- Schaffar, A., B. Madon, C. Garrigue, et R. Constantine. 2009. «Avoidance of whale watching boats by humpback whales in their main breeding ground in New Caledonia.». *SC/61/WW6*.

- Scheidat, M., C. Castro, J. Gonz'alez, et R. Williams. 2004. «Behavioural responses of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to whalewatching boats near Isla de la Plata, Machalilla National Park, Ecuador». *Journal of Cetacean Research and Management*. volume 6, pp. 63-68.
- Schreer, J. F., et K. M. Kovacs. 1997. «Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates». *Canadian Journal of Zoology*. volume 75, pp. 339-358.
- Sears, R., et J. Calambokidis. 2002. Rapport de situation du COSEPAC sur le rorqual bleu (*Balaenoptera musculus*) au Canada - Mise à jour. Ottawa.
- Simard Y., D. Lavoie, et F. J. Saucier. 2002. «Channel head dynamics: Capelin (*Mallotus villosus*) aggregation in the tidally-driven upwelling system of the Saguenay–St. Lawrence Marine Park whale feeding ground.». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. volume 59, pp. 197-210.
- Simard, Y., et D. Lavoie. 1999. «The rich krill aggregation of the Saguenay - St. Lawrence Marine Park: Hydroacoustic and geostatistical biomass estimates, structure, variability, and significance for whales.». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. volume 56, pp. 1182-1197.
- Southall, B. L., A. E. Bowles, W. T. Ellison, J. J. Finneran, R. L. Gentry, C. R. Greene Jr., D. Kastak, D. R. Ketten, J. H. Miller, P. E. Nachtigall, W. J. Richardson, J. A. Thomas, et P. L. Tyack. 2007. «Marine Mammal Noise Exposure Criteria: Initial Scientific Recommendations.». *Aquatic Mammals*. volume 33, pp. 1-121.
- Stamaton, K. A., D. B. Croft, P. D. Shaughnessy, et K. A. Waples. 2007. «Observations of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) feeding during their southward migration along the coast of southeastern New South Wales, Australia: identification of a possible supplemental feeding ground». *Aquatic Mammals*. volume 33, pp. 165-174.
- Stamaton, K. A., D. B. Croft, P. D. Shaughnessy, K. A. Waples, et S. V. Briggs. 2010. «Behavioral responses of humpback whales (*Megaptera novaeangliae*) to whale watching vessels on the southeastern coast of Australia.». *Marine Mammal Science*. volume 26, pp. 98-122.
- Stenslan, E., et P. Berggren. 2007. «Behavioural changes in female Indo-Pacific bottlenose dolphins in response to boat-based tourism». *Marine Ecology Progress Series*. volume 332, pp. 225-234.

- Thompson, P. M., K. L. Brookes, I. M. Graham, T. R. Barton, K. Needham, G. Bradbury, et N. D. Merchant. 2013. «Short-term disturbance by a commercial two-dimensional seismic survey does not lead to long-term displacement of harbour porpoises». *Proceedings. Biological sciences*. volume 280, pp. 2001-2013.
- Tilt, W. 1987. "From whaling to whale watching. ." Communication présentée au Transaction of the North American Wildlife and Natural Resource Conference.
- Travis, G. 2008. *Boat preference and stress behaviour of hector's dolphin in response to tour boat interactions*. Thèse de Doctorat, Lincoln University, New Zeland.
- Weilgart, L. S. 2007. «A Brief Review of Known Effects of Noise on Marine Mammals». *International Journal of Comparative Psychology*. volume 20, pp. 159-168.
- Weinrich, M., et C. Corbelli. 2009. «Does whale watching in Southern New England impact humpback whale (*Megaptera novaeangliae*) calf production or calf survival?». *Biological Conservation*. volume 142, pp. 2931-2940.
- Wickham, H. 2009. *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. New York: Springer
- Williams, R., A. W. Trites, et D. E. Bain. 2002. «Behavioural responses of killer whales (*Orcinus orca*) to whale-watching boats: opportunistic observations and experimental approaches». *Journal of Zoology*. volume 256, pp. 255-270.
- Williams, R., et E. Ashe. 2007. «Killer whale evasive tactics vary with boat number». *Journal of Zoology*. volume 272, pp. 390-397.
- Williams, R., D. E. Bain, J. C. Smith, et D. Lusseau. 2009. «Effects of vessel on behaviour patterns of individual southern resident killer whales *orcinus orca*». *Endangered species research*. volume 6, pp. 199-209.
- Williams, R., D. Lusseau, et P. S. Hammond. 2006. «Estimating relative energetic costs of human disturbance to killer whales (*Orcinus orca*)». *Biological Conservation*. volume 133, pp. 301-311.
- Wilson, S. K., Nicholas A. J., M. S. Graham, G. P. Pratchett, et V. C. Nicholas. 2006. «Multiple disturbances and the global degradation of coral reefs: are reef fishes at risk or resilient?». *Global Change Biology*. volume 12, pp. 2220-2234.

Wright, A. J., N. Aguilar Soto, et A. L. Baldwin. 2007. «Do marine mammals experience stress related to anthropogenic noise?». *International Journal of Comparative Psychology*. volume 20, pp. 250-273.

Yochem, P. K., et S. Leatherwood. 1985. "Blue whale *Balaenoptera musculus* (Linnaeus, 1758)". Dans Handbook of Marine Mammals, Sous la direction, (p. 193-240).